

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía



**Potenciales cerebrales relacionados
con el procesamiento del estímulo
y con la programación motora
ante tareas de reconocimiento y denominación
de caras en jóvenes y mayores**

TESIS DOCTORAL

Ana Buján Mera

DIRECTORES

Dr. Fernando Díaz Fernández

Dra. Mónica Lindín Novo

Dr. Santiago Galdo Álvarez



DEPARTAMENTO DE PSICOLOXÍA CLÍNICA
E PSICOBIOLOXÍA

FERNANDO DÍAZ FERNÁNDEZ, MÓNICA LINDÍN NOVO y SANTIAGO GALDO ÁLVAREZ, catedrático, profesora titular y profesor ayudante doctor en el Departamento de Psicología Clínica e Psicobiología de la Universidade de Santiago de Compostela, INFORMAN:

Que la Tesis Doctoral titulada "POTENCIALES CEREBRALES RELACIONADOS CON EL PROCESAMIENTO DEL ESTÍMULO Y CON LA PROGRAMACIÓN MOTORA ANTE TAREAS DE RECONOCIMIENTO Y DENOMINACIÓN DE CARAS EN JÓVENES Y MAYORES" fue realizada bajo su dirección por Dña. Ana Buján Mera en el Departamento de Psicología Clínica e Psicobiología de la Universidade de Santiago de Compostela.

Que el citado trabajo de investigación reúne todas las exigencias científicas y formales requeridas por la normativa vigente para optar al grado de Doctor por la Universidade de Santiago de Compostela.

POR TANTO

Emiten la autorización perceptiva para su aceptación y posterior defensa pública

En Santiago de Compostela, a 5 de Septiembre de 2012

Fdo.: Fernando Díaz Fernández

Fdo.: Mónica Lindín Novo

Fdo.: Santiago Galdo Álvarez

Fdo.: Ana Buján Mera
(Doctoranda)

A mis tres amores:

Mis padres, Ana y Luis, y mi hermana, Mimi

AGRADECIMIENTOS

A Fernando Díaz tengo tantas cosas que agradecerle que no cabrían en esta hoja. Su entusiasmo por la ciencia, por la vida en general, ha sido un rayo de luz en este camino, sin el cual probablemente hubiera tirado la toalla. Gracias por tus palabras siempre sabias y alentadoras, por tu confianza en mí desde el primer día, y por tu cariño.

A Mónica Lindín me gustaría darle las gracias por su incansable apoyo y amistad incondicional, su preocupación constante por mi trabajo y por mi persona. Las tardes enteras en su despacho discutiendo los datos de la investigación fueron duras pero inolvidables. Me ha encantado “discutir” contigo.

A Santiago Galdo, primero compañero de despacho e investigación, después compañero de piso, finalmente co-director de mi tesis, y siempre un gran amigo. Le agradezco que me haya enseñado a trabajar, que me haya guiado en este trayecto, que me haya ayudado a cualquier hora y con cualquier problema.

Por supuesto le agradezco a todo el personal del área de psicobiología, en especial a Coqui, a Elena, a Montse Corral, y a Montse Zurrón, por su acogida tan cariñosa desde el principio.

A mis compañeros de fatigas e ilusiones, Alberto, Bea, Carmen, Ceci, Diego, Dudi, Fran, Laura, María Parada, María Pouso, María Sabucedo, Marta, Naya, Sonia y Zeltia, grandes amigos con los que he tenido el gusto de compartir trabajo y diversión. En especial a Alberto y a las tres Marías, que fueron mi refugio cuando no podía más, que me animaron a seguir con sus consejos y cariño.

Sobre todo quiero agradecerles a mis padres por ser las personas que son, por apoyarme desde el día en que nací, por cuidarme, por su cariño y amor, y a mi pequeña, mi hermana Mimi, que siempre ha estado cerca, que ha vivido esta tesis como si fuera suya y que me ha hecho reír cuando nadie más era capaz de hacerlo. También a Jose que ha sido un gran apoyo, muchas gracias por todo. ¡Os quiero mucho!

A mi querido Carolo, que ha estado a mi lado más que nadie durante estos años. Algún día te compensaré por todas las horas que nos robé. Te doy las gracias por tu forma de ser, por tu inagotable paciencia, por tu comprensión, por tu amor.

Al resto de mis amigos, Carmen, César, Chus, Cruz, Lauri, Nacho, Pablo y Ramón, que me hicieron mucho más llevaderos los momentos más duros de mi vida, y me sacaron del letargo en el que estaba. Especialmente a Lauri por potenciar lo mejor que hay en mí, y por supuesto por su gran ayuda técnica.

A Ana, por su apoyo constante. Siempre has estado cerca de mí, preocupándote por mis dichas y mis desdichas. Muchísimas gracias por todo.

A Triski, no sólo por hacerme muy feliz cada día, sino también por su inestimable ayuda con este trabajo, por su saber hacer y por su simpatía.

A mi gatito Chimo que estuvo a mi lado horas y horas mientras trabajaba, por amenizarme las largas y duras tardes delante del ordenador.

No puedo olvidarme de los participantes en los experimentos, jóvenes y mayores, les doy las gracias a todos por prestarme sus cabezas y por su altruismo.

INDÍCE

I. RESUMEN.....	1
II. INTRODUCCIÓN	7
1. El procesamiento de caras.....	9
1.1. Reconocimiento e identificación de caras.....	9
1.1.1. Estudios psicofísicos y conductuales	10
1.1.2. Estudios de localización cerebral.....	14
1.1.3. Estudios electrofisiológicos	18
1.2. Denominación de caras	24
1.2.1. Estudios conductuales	24
1.2.2. Estudios de localización cerebral.....	27
1.2.3. Estudios electrofisiológicos	30
1.3. Modelos cognitivos de reconocimiento y denominación de caras.....	36
2. El fenómeno de la punta de la lengua	46
2.1. Estudios conductuales.....	46
2.2. Estudios de localización cerebral.....	51
2.3. Estudios electrofisiológicos	53
2.4. Modelos explicativos	56
3. Programación y ejecución motora	60
3.1. Estudios de localización cerebral.....	60
3.2. Estudios electrofisiológicos	66
3.2.1. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento de las manos	68
3.2.2. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento y la producción del lenguaje	76

3.2.3. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento articulatorio	78
4. Efectos del envejecimiento sobre el procesamiento de caras, el fenómeno TOT y la programación motora	84
4.1. Envejecimiento y procesamiento de caras	87
4.2. Envejecimiento y fenómeno TOT	94
4.3. Envejecimiento y programación motora	98
III. PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS	105
IV. ESTUDIO 1.....	113
Estudio 1.1. Movement related cortical potentials in a face naming task: Influence of the tip-of-the-tongue state	115
Estudio 1.2. The effect of aging on movement related cortical potentials during a face naming task.	129
V. ESTUDIO 2.....	141
Estudio 2.1. An event-related potentials study of face naming: Evidence of phonological retrieval deficit in the tip-of-the-tongue state.	143
Estudio 2.2. Efectos del envejecimiento en la denominación de caras y el fenómeno “de la punta de la lengua” (TOT): estudio piloto a través de potenciales evocados.	157
VI. DISCUSIÓN GENERAL	195
1. Denominación de caras, ERPs y modelos de procesamiento de caras	197
2. Denominación de caras, ERPs y envejecimiento.....	205
VII. CONCLUSIONES	209
VIII. REFERENCIAS	213

INDÍCE DE FIGURAS

Figura 1. Reconocimiento e identificación de caras: cuándo y dónde en el cerebro.....	24
Figura 2. Recuperación léxica y fonológica: cuándo y dónde en el cerebro	35
Figura 3. Primer modelo de procesamiento de caras propuesto por Bruce y Young (1986).....	37
Figura 4. Evolución de los modelos IAC sobre procesamiento de caras: (A) primer modelo IAC propuesto por Burton, Bruce y Johnston (1990), (B) reformulación propuesta por Burton y Bruce (1993) y (C) reformulación propuesta por Brédart, Valentine, Calder, y Gassi (1995).....	41
Figura 5. Modelo nodal de acceso al léxico propuesto por MacKay y Burke (1990) ...	43
Figura 6. Modelo integrador del procesamiento de caras propuesto por Valentine, Brennen y Brédart (1996)	45
Figura 7. El fenómeno TOT: cuándo y dónde en el cerebro.....	56
Figura 8. Representación esquemática de un trazado tipo de MRCPs	67
Figura 9. Programación motora: cuándo y dónde en el cerebro	83
Figura 10. Procedimiento general de la tarea 1.	109
Figura 11. Procedimiento general de la tarea 2.	111
Figura 12. Modelo de procesamiento de caras propuesto por Valentine, Brennen, y Brédart (1996) en el que se especifican los intervalos temporales y componentes de ERPs obtenidos en el presente trabajo para cada una de las etapas de procesamiento que propone el modelo.....	204

I . RESUMEN



El procesamiento de caras constituye un extenso campo de estudio dentro de la *psicología y de la neurociencia cognitiva*. En 1986, Bruce y Young propusieron el primer modelo funcional para explicar el reconocimiento de caras basándose en una buena cantidad de datos obtenidos en estudios conductuales. A partir de este primer modelo se fueron desarrollando otras propuestas encaminadas a integrar los extensos resultados que se han ido encontrando, hasta llegar al modelo de Valentine, Brennen y Brédart (1996), modelo que cuenta hoy en día con abundante soporte empírico. El último escalón en este proceso, contemplado en los modelos cognitivos, consiste en la recuperación de un nombre propio o respuesta de denominación, bien sea esta hablada o escrita, fase que se ve frecuentemente expuesta a estados de bloqueo, como es el fenómeno de la punta de la lengua (TOT). Este estado supone una incapacidad temporal para recuperar un nombre, estando la persona que lo sufre segura de que lo conoce y lo ha recuperado anteriormente. El proceso de envejecimiento sano resulta especialmente susceptible a estos bloqueos, y las investigaciones al respecto sugieren la existencia de déficits o cambios importantes en casi todos los procesos implicados en la denominación de caras, tanto a nivel conductual como neurobiológico. Desde la *psicofisiología cognitiva*, se ha realizado una gran cantidad de trabajos que han analizado los potenciales evocados (ERPs) durante el procesamiento de caras tanto en adultos jóvenes como en mayores.

La presente Tesis Doctoral se ha propuesto evaluar la actividad eléctrica cerebral a través de dos tareas de denominación de caras de personajes famosos, tanto en personas jóvenes como en personas mayores. En concreto, este trabajo persigue dos objetivos principales: en primer lugar estudiar el proceso de denominación de caras, tanto exitosa

como fallida (fenómeno TOT y desconocimiento del nombre y/o del personaje) a través de los ERPs relacionados tanto con el estímulo como con la programación motora, para evaluar la idoneidad del modelo cognitivo propuesto por Valentine et al. (1996). Por otra parte, el segundo objetivo fue determinar los posibles efectos del envejecimiento sano sobre los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo y la programación motora durante la denominación de caras.

Las dos tareas empleadas consistían en la presentación de fotografías de personajes famosos ante las cuales los participantes debían ejecutar una respuesta manual y otra verbal dando lugar a tres categorías de respuesta: denominación exitosa o KNOW (K), denominación fallida debida al estado de la punta de la lengua o TOT y denominación fallida por desconocimiento del personaje y/o el nombre.

La segunda de las tareas consistió en una mejora de la primera, diseñada con el propósito de arrojar luz sobre ciertos aspectos que no quedaban claros tras el análisis de los ERPs obtenidos ante la primera. Por este motivo, la parte empírica de esta Tesis se dividió en dos estudios en función de la tarea utilizada. El estudio 1, formado por los resultados obtenidos en dos trabajos, evaluó los potenciales cerebrales relacionados con el movimiento (MRCPs) durante la realización de la primera de las tareas en una muestra de jóvenes y en una de mayores. Esta tarea fue empleada en estudios previos para evaluar los ERPs relacionados con el procesamiento de los estímulos faciales, y los resultados obtenidos para los MRCPs permitieron completar la investigación cubriendo los aspectos relacionados con los procesos motores. En el estudio 2, formado asimismo por los resultados de dos trabajos, se evaluaron los ERPs tanto ante el procesamiento de los estímulos faciales como ante las respuestas motoras durante la realización de la segunda de las tareas, en un grupo de jóvenes y en uno de personas mayores.

En general, los resultados obtenidos en ambos estudios pusieron de manifiesto la existencia de diferencias entre las categorías de respuesta y entre grupos de edad, tanto a nivel conductual como a nivel de actividad eléctrica cerebral, las cuales permiten establecer un importante apoyo al modelo de procesamiento de caras propuesto por Valentine et al. (1996). Así, se han determinado los componentes de ERPs, tanto cognitivos como motores, que podrían constituir correlatos neurofuncionales de los diferentes procesos implicados en la denominación de caras tanto exitosa como fallida, estableciendo un patrón temporal para las etapas propuestas desde los modelos cognitivos. Por otro lado, se han establecido índices electrofisiológicos especialmente sensibles al proceso de envejecimiento, relacionados fundamentalmente con el reconocimiento y acceso a información semántica y léxica, así como con la actividad motora, los cuales parecen explicar el enlentecimiento conductual observado en muchos estudios sobre envejecimiento.

II. INTRODUCCIÓN



1. El procesamiento de caras

El estudio del procesamiento de caras constituye una aproximación adecuada para evaluar y entender los aspectos perceptivos y cognitivos del desarrollo humano (ver Johnson, 2011, para una revisión de la perspectiva del desarrollo). El ser humano parece estar especialmente capacitado para atender y procesar rostros humanos, lo que se traduce en una habilidad extraordinaria para extraer y codificar la información que hace única a una cara. Ante la visualización de un estímulo facial el primer paso a desarrollar es la extracción de sus características físicas y su comparación con los patrones de caras conocidas almacenadas en nuestra memoria. Una vez reconocida, es posible recuperar gran cantidad de información sobre la persona, como en qué trabaja, en dónde vive, de dónde es, e incluso qué experiencias hemos compartido con ella. El escalón final sería la eventual recuperación de un nombre propio asociado a esa cara para denominarla.

Dada la gran relevancia de los estímulos faciales en nuestra vida, tanto la *psicología* como la *neurociencia cognitiva* han prestado gran atención al estudio de cómo procesamos las caras, no sólo teniendo en cuenta los procesos de percepción y reconocimiento, sino también los de acceso a la memoria que dan lugar a la recuperación de información general y específica sobre la persona, y los lingüísticos implicados en la denominación.

1.1. Reconocimiento e identificación de caras

Maurer, Le Grand, y Mondlock (2002) proponen tres etapas en el reconocimiento de caras: la *detección*, basada en información de primer orden (dos ojos, una nariz y una boca); el *procesamiento holístico* (integración de las características faciales en un todo); y, por último, la *discriminación* (o *reconocimiento* propiamente dicho) basada en

información de segundo orden (relaciones espaciales entre los rasgos faciales) que se extrae de la representación holística. Por último, la *identificación* de caras reflejaría los procesos post-perceptivos relacionados con la recuperación de información específica sobre la persona.

1.1.1. Estudios psicofísicos y conductuales

El aspecto más básico de la percepción de caras consiste en *detectar* la presencia de una cara en el entorno, lo cual requiere de la extracción de la información de primer orden, que puede ser usada para distinguir las caras de otros estímulos visuales (nivel más básico de categorización). Los estímulos faciales pueden ser categorizados como caras alrededor de los 100 ms tras su presentación (Liu, Harris, & Kanwisher, 2002), siendo por tanto un proceso bastante rápido, eficiente, automático y obligatorio (Palermo & Rhodes, 2007; Tsao & Livingstone, 2008).

Las caras parecen estar representadas como un todo más que como una combinación de sus partes componentes y las relaciones entre ellas (Sergent, 1984; Tanaka & Farah, 1993). Aunque existe algún estudio que sugiere que la *percepción holística* de caras está ya implicada en la fase de detección (Latinus & Taylor, 2005; Taubert, Apthorp, Aagten-Murphy, & Alais, 2011), es comúnmente aceptado que este proceso es básico para el reconocimiento y la identificación de una cara como entidad única que distingue a una persona particular. La evidencia que permite apoyar esta afirmación proviene básicamente de tres tipos de efectos conductuales:

- *Efecto de inversión* (Yin, 1969): la percepción de caras parece estar desproporcionadamente afectada por la inversión en comparación con la mayoría de objetos comunes, dando lugar a una mayor proporción de fallos y tiempos de reacción (RTs) más largos (Goffaux & Rossion, 2007; Valentine & Bruce, 1986a;

Yovel & Kanwisher, 2004). Este efecto parece ser extraordinariamente robusto, ya que ha sido encontrado con una amplia variedad de estímulos faciales, y ante diversos tipos de requerimientos experimentales, como tareas de emparejamiento inmediato y demorado, tareas de elección forzada o tareas de reconocimiento nuevo/viejo (ver Rossion, 2008 para una revisión).

- *Efecto de composición de caras* (Young, Hellawell, & Hay, 1987): en el paradigma de caras compuestas se presentan estímulos faciales contruados a partir de la fusión de la mitad superior de la cara de una persona con la mitad inferior de la cara de otra persona. La tarea de los participantes consiste en identificar a la persona de la parte superior e ignorar la parte inferior. El principal hallazgo es que aparecen dificultades en la ejecución, traducidas en mayores RTs y menos aciertos para reconocer la cara, debido a la interferencia que provoca la parte inferior. Este efecto es atenuado si las dos partes de la cara compuesta se presentan desalineadas y también si las caras compuestas se presentan invertidas (Goffaux & Rossion, 2007; Rossion & Boremanse, 2011).
- *Efecto de partes-todo* (Tanaka & Farah, 1993): en la tarea de identificación de partes-todo faciales, tras la presentación de una cara diana, se les pide a los participantes que identifiquen una parte (por ejemplo la nariz), presentada bien aislada o en la cara completa. El resultado más comúnmente encontrado es que la parte de la cara bajo test es más fácil de reconocer cuando se presenta en la cara completa que cuando se presenta aislada. Este efecto no se encuentra cuando las caras están alteradas o invertidas. Además se ha constatado que cambios en la configuración original de la cara diana (por ejemplo, variando la distancia interocular) tienen influencia sobre la percepción de las propiedades faciales, dando

lugar a una peor ejecución de los participantes en este tipo de tareas (Tanaka & Farah, 1993; Tanaka & Sengco, 1997).

En cuanto a la *discriminación o reconocimiento de caras propiamente dicho*, uno de los factores más estudiados, y más relacionados con la temática del presente trabajo, es el efecto de la familiaridad. A principios de los ochenta, Bruce (Bruce, 1983) desarrolló la tarea de decisión de familiaridad de caras, análoga a la tarea de decisión léxica empleada en el estudio de reconocimiento de palabras (Morton, 1969). La utilización de dicha tarea permitió llevar a cabo una amplia variedad de experimentos, cuyos resultados proporcionaron la base para el desarrollo de los modelos de procesamiento de caras (ver apartado 1.3.3).

Aunque el reconocimiento de una cara familiar parece ser un proceso eficiente y rápido, los RTs encontrados en tareas de decisión de familiaridad son muy variables. Los más cortos fueron los obtenidos por Anaki, Zion-Golumbic, y Bentin, (2007) y Kampf, Nachson, y Babkoff (2002), que se sitúan en torno a los 411-431 ms para caras de personas famosas. Caharel, Courtay, Bernard, y Rebaï (2005) encontraron RTs medios de 491 ms para el reconocimiento de caras de personas conocidas personalmente, mientras que Valentine y Bruce (1986a, 1986b) encontraron RTs para decisiones de familiaridad entre los 550 a los 677 ms. Saavedra, Olivares, e Iglesias (2010) obtuvieron RTs medios de 699 ms para la decisión de familiaridad ante caras de personajes famosos. Baird y Burton (2008) informaron de RTs de alrededor de 775 ms para la categorización de caras de personas famosas, y Herzmann, Schweinberger, Sommer, y Jentsch (2004) obtuvieron RTs medios de 855 ms para caras de famosos y de 875 ms para caras de personas conocidas personalmente. Más recientemente, Ramon, Caharel, y Rossion (2011) encontraron RTs medios de 530 ms para el reconocimiento de caras de personas conocidas personalmente. En líneas generales se han obtenido peores resultados

conductuales para la decisión de no familiaridad que para la de familiaridad (Baird & Burton, 2008; Herzmann et al., 2004; Ramon et al., 2011), aunque existen resultados dispares (Anaki et al., 2007; Saavedra et al., 2010).

Varios estudios han encontrado que cambios en el punto de vista (presentación de la cara de frente o en diversos grados de rotación), en la expresión emocional o en el contexto no afectan al reconocimiento visual de caras conocidas, obteniendo porcentajes de respuestas correctas y RTs similares (Bruce, Valentine, & Baddeley, 1987; Eger, Schweinberger, Dolan, & Henson, 2005). Kaufmann y Schweinberger (2004) encontraron que las caras familiares con expresiones moderadamente felices eran reconocidas más rápido. El reconocimiento de caras se ve muy afectado por cambios en la iluminación, ya que una pobre iluminación perjudica las respuestas conductuales de los participantes (Hill & Bruce, 1996).

Por otra parte, los rasgos distintivos (sobresalientes) de las caras son un factor importante que influye en el reconocimiento, siendo aquellas con rasgos atípicos más rápidamente reconocidas en tareas de decisión de familiaridad (Valentine & Bruce, 1986b). No obstante, en tareas de clasificación de caras que implican identificación, las caras con rasgos típicos son clasificadas más rápido (Valentine, 1991). Un efecto relacionado es el de la caricaturización, el cual parece tener efectos beneficiosos sobre la ejecución en tareas de reconocimiento (Stevenage, 1995). Parece que las caras son reconocidas más fácilmente por sus rasgos internos, como los ojos, la nariz o la boca, que por los externos, como el contorno o el pelo (Olivares & Iglesias, 2010; Young, Hay, McWeeny, & Flude, 1985).

Las categorías sociales que se pueden identificar a partir de rasgos físicos como el sexo, la edad y la raza también tienen influencia sobre el reconocimiento (Hugenberg & Sacco, 2008). Existen algunos estudios que han encontrado mayor precisión y RTs más

rápidos para la clasificación de las caras en función de una categoría social (sexo o edad), o de la familiaridad, que para clasificaciones semánticas (Grill-Spector & Kanwisher, 2005; Johnston & Bruce, 1990; Quinn, Mason, & MacRae, 2010; Young, McWeeny, Hay, & Ellis, 1986b; Young, Ellis, & Flude, 1988). Uno de los fenómenos más extensamente estudiados es el efecto de la raza (“cross-race effect”, “own-race bias” o “other-race effect”). El resultado comúnmente encontrado es que el reconocimiento es significativamente mejor, en términos de precisión y RTs, para las caras de la misma raza que para las caras de otras razas (Michel, Caldara, & Rossion, 2006; Rhodes et al., 2009; Valentine, 1991).

Una importante fuente de datos para entender los procesos de percepción, reconocimiento e identificación de caras proviene de los estudios de priming¹, tanto de repetición como semántico. En general, estos estudios ponen de manifiesto que una cara es reconocida de modo más preciso y más rápido cuando ya ha sido presentada recientemente (Bruce & Valentine, 1985; Ellis, Flude, Young, & Burton, 1996), incluso cuando se presenta invertida (Rieth & Huber, 2010), o cuando la cara es presentada tras otra relacionada semánticamente con ella (Bruce & Valentine, 1986; Ellis et al., 1996; Young, Hellawell, & de Haan, 1988).

1.1.2. Estudios de localización cerebral

La *neurociencia* también le ha dedicado un interés especial al estudio del procesamiento de caras, ya que cualquier modelo teórico dirigido a la comprensión de los procesos cognitivos complejos debe tener en cuenta cómo funciona el cerebro (Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009c).

¹ El efecto de priming hace referencia al efecto facilitador sobre la ejecución, en términos de RTs más rápidos, que supone el presentar previamente un estímulo relacionado con el estímulo objetivo

El principal trastorno neuropsicológico relacionado con el procesamiento de caras es la *prosopagnosia*. Las personas con prosopagnosia no son capaces de reconocer a personas familiares a partir de sus caras, aunque sí son capaces de detectar una cara en el entorno, y pueden llegar al reconocimiento a través de otros signos de identidad de la persona, como su voz o sus expresiones faciales. Desde la neuropsicología cognitiva se han descrito con bastante precisión las regiones cerebrales afectadas en pacientes con prosopagnosia (ver Olivares & Iglesias, 2000 para una revisión). Damasio, Tranel, y Damasio (1990) delimitaron las regiones cerebrales implicadas en el reconocimiento e identificación de caras a partir del estudio sistemático de la topografía de las lesiones en pacientes con diferentes tipos de prosopagnosia a partir de cerebros post-mortem y de técnicas de neuroimagen:

- *Prosopagnosia aperceptiva*: en este tipo de prosopagnosia, además de ausencia de reconocimiento de la cara, el paciente presenta un déficit grave de integración visual. Se asocia con daños en las cortezas asociativas visuales derechas dentro de las regiones occipitales y parietales (partes mesiales y laterales de las áreas de Brodmann (ABs) 18 y 19, y parte de las ABs 39 y 37). También están afectados el giro lingual, el fusiforme y el parahipocámpico.
- *Prosopagnosia asociativa o prosopamnesia*: se caracteriza porque el paciente no reconoce las caras, ya que las percibe como carentes de significado, y tiene que valerse de otros indicios, como la voz, para identificarlas. Parece corresponderse con lesiones bilaterales en las cortezas asociativas visuales inferiores occipitales y temporales (parte inferior de las ABs 18 y 19 y una parte del área 37). Como en el caso de la prosopagnosia aperceptiva los giros lingual, fusiforme y parahipocámpico también presentan lesiones.

- *Prosopagnosia amnésica asociativa o amnesia semántica*: los pacientes son capaces de crear una huella perceptiva visual, describir sus características e incluso informar de un sentimiento de familiaridad, pero son incapaces de acceder a la identidad de la persona, ni siquiera por medio de indicios contextuales. Este tipo de amnesia está causada por lesiones bilaterales en estructuras límbicas (amígdala, corteza entorrinal e hipocampo) y áreas paralímbicas y corticales aledañas (ABs 38, 20, 21 y 22).

Una gran cantidad de estudios de neuroimagen ha permitido identificar un conjunto de áreas cerebrales que se activan selectivamente durante la percepción de caras. Entre ellas cabe destacar una parte del giro fusiforme lateral, al que se ha denominado *área fusiforme facial (fusiform face area -FFA-)* (McCarthy, Puce, Gore, & Allison, 1997; Puce, Allison, & McCarthy, 1999), el *área facial occipital (occipital face area -OFA-)* (Gauthier, Tarr, Moylan, Skudlarski, Gore, & Anderson, 2000) y el *surco temporal superior posterior (facial superior temporal sulcus -fSTS-)* (Puce, Allison, Bentin, Gore, & McCarthy, 1998). En una revisión muy exhaustiva llevada a cabo por Gainotti (2007) se puso de manifiesto que en gran parte de los pacientes con lesiones en el lóbulo temporal derecho, bien fueran pacientes con prosopagnosia o con otro tipo de alteraciones, era frecuente encontrar déficits importantes en el reconocimiento, mientras que éste permanecía intacto cuando la lesión se presentaba en el lóbulo temporal izquierdo. Además, los estudios de neuroimagen con personas sanas también parecen apoyar esta superioridad del hemisferio derecho en el reconocimiento de caras durante el procesamiento visual de las mismas (Gainotti, 2007).

La región más estudiada en relación al procesamiento de caras tanto en participantes sanos como en pacientes neuropsicológicos es el área fusiforme facial (FFA). Esta región responde con mayor activación ante la presencia de caras que ante

cualquier otro estímulo visual (Yovel & Kanwisher, 2004), por lo que parece estar fuertemente implicada en la detección de caras. No obstante, los datos procedentes de la literatura neuropsicológica no apoyan estos resultados. Los datos provenientes de personas con prosopagnosia sugieren que el reconocimiento tiene lugar principalmente en otras estructuras, ya que pacientes con lesiones en el córtex temporal anterior tiene importantes déficits en el reconocimiento, sugiriendo la participación de estructuras más anteriores que el giro fusiforme (Barton, 2008).

De todos modos, los datos disponibles muestran una participación muy importante del FFA durante la codificación estructural de las caras (Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2000). Esta área es muy sensible a la estructura física de las caras, tanto a la presencia de rasgos faciales (ojos, nariz, boca) como a la configuración estructural (Liu, Harris, & Kanwisher, 2010). Su activación es mayor cuando se presentan caras en posición normal que invertidas (Mazard, Laou, Joliot, & Mellet, 2005) y también es sensible al efecto de caras compuestas (Mazard et al., 2005; Schiltz & Rossion, 2006). Mientras que algunos estudios encuentran mayor activación de FFA ante caras familiares que no familiares (Grill-Spector, Knouf, & Kanwisher, 2004; Lehmann et al., 2004), otros no encuentran diferencias (Gorno-Tempini & Price, 2001; Gorno-Tempini et al., 1998).

El área facial occipital (OFA) es otra región específicamente estudiada en relación a la percepción y reconocimiento de caras; así, se ha encontrado mayor actividad en los giros occipital inferior lateral y lingual (ABs 18 y 19) ante caras que ante cualquier otro tipo de estímulo (Allison, Puce, Spencer, & McCarthy, 1999; Gorno-Tempini et al., 1998; Hoffman & Haxby, 2000). No muestra el efecto de inversión (Yovel & Kanwisher, 2005), y parece que tan sólo es sensible a partes aisladas de la cara y no a su configuración holística (Liu et al., 2002). Por estos motivos se ha propuesto que esta región está relacionada con una etapa temprana del procesamiento de caras que manda señal al FFA y

al fSTS para continuar con el procesamiento holístico y el posterior reconocimiento (Kanwisher & Barton, 2011).

La última estructura central de la red de procesamiento de caras es el surco temporal superior (fSTS) (ABs 21 y 22) (Haxby et al., 2000). Se ha relacionado esta estructura cerebral con el procesamiento dinámico y los aspectos sociales de las caras como la expresión emocional y la mirada (Haxby et al., 2000). No obstante, Grill-Spector et al. (2004) no encontraron relación entre la activación del fSTS y la identificación correcta de caras.

Además de las citadas estructuras corticales, el córtex prefrontal medial y la conjunción temporo-parietal también parecen mostrar una activación especial durante el reconocimiento e identificación de caras, ya que se ha encontrado mayor activación en estas regiones para caras de familiares o amigos que para caras de personas famosas y, a su vez, mayor para éstas que para caras no conocidas (Gobbini, Leibenluft, Santiago, & Haxby, 2004). El polo temporal derecho (Gobbini & Haxby, 2007; Gorno-Tempini, Ciolotti, & Price, 2000; Tsukiura et al., 2002), el área de Broca (Martin & Chao, 2001), el cíngulo posterior, el precuneus (Gobbini et al., 2004) y el giro parahipocámpico derecho (Sergent, Otha, & MacDonald, 1992), parecen estar especialmente implicados en la recuperación de información tanto semántica como episódica.

1.1.3. Estudios electrofisiológicos

Los primeros estudios electrofisiológicos con potenciales evocados (*event-related potentials* -ERPs-) sobre percepción de caras se llevaron a cabo mediante registros intracraneales en pacientes con epilepsia (Allison, McCarthy, Nobre, Puce, & Belger, 1994). Se encontraron una serie de ERPs entre los 200 y los 300 ms sobre el giro fusiforme y regiones temporales laterales que parecían responder selectivamente a

rostros. A partir de este primer estudio empezaron a desarrollarse una gran variedad de trabajos que pretendían hallar los componentes de ERPs relacionados con las diversas fases del procesamiento de caras (percepción, reconocimiento, procesamiento de las expresiones faciales, y/o recuperación de información semántica).

El componente de los ERPs más temprano que aparece ante la presentación de una cara es P100, en torno a los 100 ms, en localizaciones occipitales (Díaz, Lindín, Galdo-Álvarez, Facal, & Juncos-Rabadán, 2007; Herrmann, Ehlis, Ellgring, & Fallgatter, 2005). Aunque es necesaria más investigación en torno a este componente, P100 obtenido ante caras parece relacionado con una fase de codificación pictórica temprana (Pfütze, Sommer, & Schweinberger, 2002) y por tanto con la detección del estímulo como una cara (Olivares & Iglesias, 2008), aunque algún estudio ha encontrado el efecto de inversión ya sobre este componente (Boutsen, Humphreys, Praamstra, & Warbrick, 2006).

Sin duda el componente de los ERPs que más investigación ha generado en este ámbito es N170 (Bentin, Allison, Puce, Perez, & McCarthy, 1996; Bötzel, Schulze, & Stodieck, 1995). Es considerado como un componente muy sensible a los estímulos faciales ya que su amplitud en electrodos occipito-temporales, especialmente en el hemisferio derecho, es siempre mayor ante estímulos faciales que ante otro tipo de estímulos (Bentin et al., 1996; Bentin & Carmel, 2002; Bötzel et al., 1995; Eimer, 2000a, 2000d; Savig & Bentin, 2001). Al tratarse de un componente visual de los ERPs está afectado por variaciones en las características físicas de los estímulos, como su tamaño, luminosidad o contraste. Existe un componente, el *potencial positivo de vértex* (*vertex positive potential-VPP*-) (Bötzel & Grusser, 1989), que aparece en el rango temporal de N170, cuya amplitud también es mayor para caras que para otro tipo de estímulos. Aunque surgió cierta controversia acerca de si el VPP era una inversión de polaridad de

N170 en electrodos frontales o bien si eran componentes diferentes, hoy en día existe suficiente evidencia para apoyar que ambos componentes reflejan el mismo mecanismo neural (Itier & Taylor, 2002; Jemel et al., 2003).

Existe cierta controversia sobre cuáles son los generadores neurales de N170. Algunos estudios sugieren que se genera en áreas occipito-temporales bilaterales y en el giro fusiforme posterior (Bötzel et al., 1995; Rossion, Joyce, Cottrell, & Tarr, 2003). Otros estudios han indicado que sus fuentes neurales se sitúan en el surco temporal superior posterior (Itier & Taylor, 2004) o en el giro fusiforme derecho (Henson et al., 2007).

Su sensibilidad a las caras ha hecho que sea considerado como correlato funcional de la codificación estructural y del procesamiento holístico de las mismas. Existen diversas líneas de evidencia que apoyan esta hipótesis. Así, sus parámetros básicos no parecen estar afectados por la familiaridad de la cara (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000b, 2000c; Saavedra et al., 2010); muestra efectos de repetición ya que su amplitud se reduce cuando se vuelve a presentar la misma cara (Caharel, d'Arripe, Ramon, Jacques, & Rossion, 2009; Jemel, Pisani, Rouselle, Crommelinck, & Bruyer, 2005); muestra poca o ninguna sensibilidad a las expresiones faciales (Eimer, Holmes, & McGlone, 2003), o a características categóricas como la raza (Caldara et al., 2003) o el sexo (Mouchetant-Rostaing, Giard, Bentin, Aguera, & Pernier, 2000). Este componente resulta más sensible a las características internas de la cara que a las externas (Olivares & Iglesias, 2008) y está muy afectado por el efecto de inversión, apareciendo más tarde y con mayor amplitud ante caras invertidas (Bentin et al., 1996; Eimer, 2000b; Sadeh & Yovel, 2010; Savig & Bentin, 2001). Además, su amplitud también se ve modulada si se presentan los rasgos faciales revueltos (George, Evans, Fiori, Davidoff, & Renault, 1996) y es sensible al efecto de composición de caras (Letourneau & Mitchell, 2008).

Por otra parte, el efecto del priming de repetición sobre el trazado de ERPs ha sido ampliamente estudiado. La presentación repetida de una cara ejerce una modulación sobre la amplitud de los ERPs, consistente en una disminución de la amplitud de una onda negativa en torno a los 230-330 ms en localizaciones occipito-temporales, de mayor envergadura sobre el hemisferio derecho. A este efecto se le ha denominado N240 (Smith & Halgren, 1987), *efecto temprano de repetición* (Pfütze et al., 2002; Schweinberger, 1996), N250r (Herzmann et al., 2004; Schweinberger, Pickering, Jentsch, Burton, & Kaufman, 2002) o *potencial de memoria visual* (Begleiter, Porjesz, & Wang, 1995). Este efecto se ve modulado por la familiaridad de la cara, siendo mayor ante caras familiares que no familiares (Begleiter et al., 1995; Pfütze et al., 2002; Saavedra et al., 2010), y mayor para caras de personas conocidas personalmente que para caras de personas famosas (Herzmann et al., 2004). Es muy sensible al efecto de inversión, pero al contrario que N170, no aumenta su amplitud ni se demora, sino que su amplitud se reduce o incluso desaparece (Schweinberger, Huddy, & Burton, 2004).

Otro componente que se ha encontrado en el mismo rango de latencias que N250r en tareas de procesamiento de caras es P2 (Boutsen et al., 2006; Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009b) o P250 (Milivojevic, Clapp, Johnson, & Corballis, 2003). Aunque no se trata de un componente específicamente relacionado con estímulos faciales, sí parece asociado funcionalmente con el procesamiento de la información configuracional de las caras, ya que es muy sensible a las distorsiones faciales, como el efecto de “*thatcherization*”² (Boutsen et al., 2006; Milivojevic et al, 2003), o cuando las caras se presentan estiradas (Halit, de Haan, & Johnson, 2000). Parece tratarse, pues, de un correlato del reconocimiento configuracional y/o de codificación de la identidad facial.

² Distorsión de los estímulos faciales consistente en la inversión de los ojos y la boca.

En conclusión, N250r y P2 parecen ser correlatos neurofisiológicos del reconocimiento de caras, y del emparejamiento del input perceptivo con la representación de la cara almacenada en memoria (Jemel et al., 2005; Jemel, Schuller, & Goffaux, 2010).

Numerosos estudios de procesamiento de caras informan de un componente de la familia de N400, funcionalmente relacionado con el procesamiento de incongruencias semánticas (Kutas & Hillyard, 1980). Al igual que sucede con estímulos lingüísticos, la amplitud de N400 se ve modulada ante caras con rasgos incongruentes (Jemel, George, Olivares, Fiori, & Reanault, 1999; Olivares, Iglesias, & Rodríguez-Holguín, 2003). Asimismo, en tareas de emparejamiento de rasgos individuales con la cara completa se ha encontrado una mayor amplitud de este componente cuando los rasgos y la cara no pertenecían a la misma persona (Olivares & Iglesias, 2010; Olivares, Iglesias, & Bobes, 1998), en especial si en primer lugar se presentaban rasgos internos (Olivares & Iglesias, 2010). Este componente se ve atenuado como resultado tanto del priming de repetición, modulación denominada *efecto tardío de repetición*, como del priming semántico (Dietl et al., 2005; Pfütze et al., 2002; Schweinberger, 1996; Smith & Halgren, 1987; Wiese & Schweinberger, 2008). También es sensible a la familiaridad de las caras, presentando una amplitud mayor ante caras de personas famosas que ante caras no conocidas (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000b, 2000c; Jemel et al., 2010). Saavedra et al. (2010) también encontraron latencias más cortas para N400 en el caso de caras famosas. Estos efectos experimentales sobre N400 se han propuesto como evidencia de que este componente es un marcador de procesamiento post-perceptivo relacionado con la recuperación de información semántica y, por lo tanto, con la identificación de la cara de un individuo particular (Bentin & Deouell, 2000; Lindín & Díaz, 2010).

El último componente que se ha relacionado específicamente con el procesamiento de caras es P520 (Smith & Halgren, 1987), P600 (Eimer, 2000b, 2000c), o el *componente positivo tardío* (*late positive component-LPC*; Jemel et al., 2009). Como en el caso de N400, la familiaridad tiene efecto sobre su amplitud, aumentando ante caras familiares, y sobre su latencia, disminuyendo ante caras famosas (Saavedra et al., 2010), por lo que también parece implicado en procesos de recuperación de información específica (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000c; Saavedra et al., 2010). Parece tratarse de un componente de la familia de P300 (Sutton, Braren, Zubin, & John, 1965), pudiendo por tanto, estar relacionado con el tiempo de evaluación y categorización del estímulo (Díaz et al., 2007; Smith & Halgren, 1987), con la actualización de la memoria de trabajo a partir de la memoria a largo plazo (Chaby, Jemel, George, Renault, & Fiori, 2001; Donchin & Coles, 1988; Polich & Kok, 1995) o con estrategias de toma de decisiones (Bentin & Deouell, 2000).

En la Figura 1 se muestra una representación gráfica en la que se integran los diferentes procesos que tienen lugar durante el reconocimiento y la identificación de caras, junto con un esquema de las áreas cerebrales responsables y los intervalos temporales propuesto desde los estudios con ERPs.

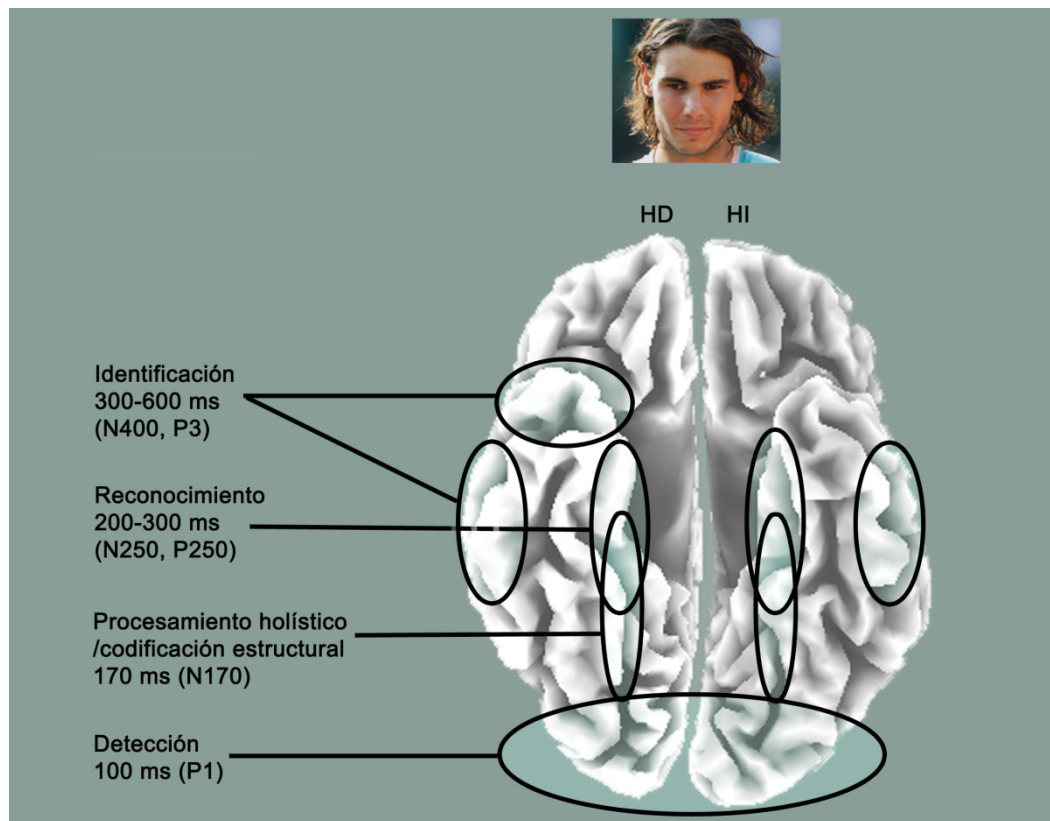


Figura 1. Reconocimiento e identificación de caras: cuándo y dónde en el cerebro

1.2. Denominación de caras

La mayoría del trabajo experimental sobre denominación de personas proviene de la investigación sobre el procesamiento de caras, ya que, como se apuntaba anteriormente, la recuperación del nombre de una persona es considerada como la última etapa de este proceso (Bruce & Young, 1986).

1.2.1. Estudios conductuales

Existe un amplio abanico de estudios conductuales, tanto en entornos naturales como en laboratorio, que han encontrado que la recuperación de un nombre propio es más difícil que la recuperación de un nombre común. Así, se han encontrado menos errores y

menores RTs para recuperar nombres de objetos que nombres propios (Evrard, 2002; Hanley & Cowell, 1988; Johnston & Bruce, 1990; Young, Hay, & Ellis, 1985; Young, McWenny, Hay, & Ellis, 1986a; Young, Ellis et al., 1988).

También resulta más complejo recuperar el nombre de una persona que otro tipo de información sobre esa misma persona (Cohen & Faulkner, 1986; Hanley & Cowell, 1988; Hay, Young, & Ellis, 1991; Young, Hay, & Ellis, 1985). Generalmente se han obtenido RTs menores para las clasificaciones realizadas en función de la familiaridad de las caras que para las realizadas en base a información semántica (ocupación, nacionalidad, etc.) y estos a su vez son menores que los obtenidos en la recuperación de los nombres de las personas (Johnston & Bruce, 1990; Kampf, Nachson, & Babkoff, 2002; Young, McWeeny, Ellis, & Hay, 1986; Young, Ellis et al., 1988). Kampf et al. (2002) y Young, McWeeny, Ellis et al. (1986) encontraron que si se presentaban fotografías de caras conocidas, los RTs eran más largos para la denominación (verbalizar el nombre en voz alta) que para la clasificación en base a la ocupación (respuesta manual de categorización), pero cuando se presentaban los nombres escritos sucedía lo contrario, siendo la denominación más rápida que la clasificación por ocupación. No obstante, utilizando requerimientos de respuesta idénticos (con decisiones “sí-no” para ambos tipos de tareas³), se volvieron a encontrar RTs significativamente más cortos para la decisión semántica que para la decisión sobre el nombre (Carson, Burton, & Bruce, 2000; Johnston & Bruce, 1990; Young, Ellis et al., 1988).

Burton, Jenkins y McNeill (2002) emplearon una tarea en la que en lugar de medir los RTs para las respuestas manuales, los midieron para las respuestas verbales, obteniendo de nuevo RTs significativamente mayores para la denominación que para la

³ Para equiparar las respuestas en ambos tipos de tareas los estudios mencionados presentaban pares de caras sobre las cuales los participantes debían responder pulsando un botón en base a si ambas caras compartían alguna característica semántica (nacionalidad, profesión o si estaban muertas o vivas) o el mismo nombre de pila.

clasificación semántica. No obstante, dos estudios más recientes han demostrado que si las caras presentadas son de personas conocidas personalmente las latencias para la denominación son más cortas que para la recuperación de información semántica (Brédart, Brennen, Delchambre, McNeill, & Burton, 2005; Calderwood & Burton, 2006).

Los efectos del priming y de la competición semántica⁴ también han generado abundante investigación en el campo de la denominación de caras. Por lo general, se suelen encontrar efectos de priming semántico (Damian & Abdel-Rahman, 2003; Marful, Ortega, & Bajo, 2010). No obstante, Schweinberger, Burton, y Kelly (2001) utilizando una tarea de categorización por sílabas del nombre encontraron priming fonológico pero no semántico. En cuanto al fenómeno de interferencia semántica, Young, Ellis, Flude, McWeeny, y Hay (1986) encontraron que resultaba más difícil, en términos de mayores RTs, producir el nombre de una persona cuando junto a su cara se presentaba el nombre de otra persona relacionada semánticamente. Izaute y Bonin (2006) utilizando como distractores nombres relacionados semánticamente pero presentados auditivamente, encontraron RTs mayores para la denominación cuando los distractores estaban vinculados por asociación con el nombre diana⁵, y RTs menores cuando ambos pertenecían a la misma categoría semántica, como la profesión.

Otro importante campo de estudio en la denominación de caras, es cómo afectan a la ejecución distintas propiedades de los estímulos empleados. Valentine y Moore (1995) hallaron que la denominación de caras de personas famosas con apellidos de baja frecuencia era más rápida que la denominación de caras de personas con apellidos de alta frecuencia, pero sólo para las caras que habían sido consideradas como distintivas y no para aquellas etiquetadas como típicas. Brédart, Valentine, Calder, y Gassi (1995)

⁴ A diferencia del efecto de priming que es facilitador, el efecto de competición hace referencia a la interferencia que se produce en la ejecución al presentar simultáneamente estímulos relacionados con el estímulo objetivo.

⁵ La relación por asociación hace referencia a personas que habitualmente suelen verse juntas, como por ejemplo Josema Yuste y Millán Salcedo de “Martes y Trece”.

encontraron que las caras de famosos sobre las que los sujetos conocían muchos datos biográficos eran denominadas significativamente más rápido que aquellas sobre las que conocían menos información. Así, la cantidad de información semántica que se posee sobre las personas famosas podría ser un factor determinante para las latencias de denominación. Stevenage y Lewis (2005) encontraron que es más difícil recuperar el nombre de las personas famosas que son conocidas con más de un nombre que aquellas que se conocen con un solo nombre.

En un estudio reciente, Martins, Loureiro, Rodrigues, Dias, y Slade (2010) obtuvieron tres factores principales que afectaban a la denominación: el idioma de los nombres (extranjeros o nacionales), la época de su popularidad y la profesión. Asimismo, existen ciertas características de los participantes en los estudios que influyen sobre la ejecución en tareas de denominación y que pueden modular la influencia de las características de los estímulos empleados. La edad de adquisición de los nombres es un factor importante, observándose que aquellos nombres aprendidos más temprano en el curso de la vida son más fácilmente recuperados que aquellos que se aprenden más tarde (Moore & Valentine, 1998). La edad de los participantes y el nivel educativo también afectan a la ejecución en tareas de denominación de caras (Martins et al., 2010).

1.2.2. Estudios de localización cerebral

En la literatura se han descrito algunos casos de pacientes con problemas selectivos en la recuperación de nombres propios (anomia para nombres propios). En algunos casos estos problemas incluían la incapacidad para recuperar o recordar los nombres de personas familiares (prosopanomía) y otros nombres propios (monumentos, ciudades, obras musicales, etc.) (Harris & Kay, 1995; Semenza & Zettin, 1989), mientras que en otros los problemas parecían restringidos a los nombres de personas familiares (Carney & Temple,

1993; Lucchelli & de Renzi, 1992; Martins & Farrajota, 2007; Semenza, Sartori, & D'Andrea, 2003; Semenza & Zettin, 1989). En todos estos casos, la recuperación de nombres comunes permanecía preservada o ligeramente alterada. A pesar de esta incapacidad para recordar los nombres de personas, los pacientes sí eran capaces de proporcionar información semántica correcta y por lo general bastante específica, y en algunos casos eran incluso capaces de emparejar una cara familiar con un nombre hablado (Harris & Kay, 1995) o escrito (Fery, Vincent, & Brédart, 1995). Este déficit en el acceso al almacén léxico de los nombres es también apoyado por el hecho de que cuando a los pacientes se les presentaba una pista fonológica, por ejemplo la letra inicial del nombre, el primer fonema o la primera sílaba, mejoraban mucho en la denominación (Fery et al., 1995; Lucchelli & de Renzi, 1992; Otsuka et al., 2005)

Las lesiones cerebrales presentadas por estos pacientes resultaron altamente heterogéneas. No obstante, la mayoría de los estudios ponen de manifiesto la existencia de lesiones en diferentes estructuras del hemisferio izquierdo (ver Yasuda, Nakamura, & Beckam, 2000 para una revisión), sugiriendo la existencia de una red neural izquierda especialmente implicada en el procesamiento y recuperación de nombres propios. Las lesiones en el lóbulo temporal izquierdo son las más frecuentemente encontradas (Damasio, Grabowski, Tranel, Hichwa, & Damasio, 1996), en especial en la parte más anterior o polo temporal. No obstante, existen estudios que no han encontrado lesiones en esta región en personas con anomia para nombres propios (Gorno-Tempini et al., 1998; Martins & Farrajota, 2007; Semenza, Mondini, & Zettin, 1995; Yasuda et al., 2000). También se han observado casos que presentaban lesiones en los ganglios basales, el tálamo y áreas occipitales (Semenza, 2006; Yasuda et al., 2000). Seidenberg et al. (2002) encontraron que pacientes con epilepsia unilateral del lóbulo temporal derecho mostraban déficits en reconocimiento, memoria semántica y denominación, mientras que pacientes

con epilepsia unilateral en el lóbulo temporal izquierdo sólo mostraban déficits en la denominación de caras.

Existen numerosas aportaciones de los estudios de neuroimagen en participantes sanos en relación a las áreas cerebrales implicadas en la denominación. En este apartado se presentan los datos referentes a la recuperación léxica (lemas) y la recuperación fonológica (lexemas), mientras que los aspectos motores de la producción del lenguaje serán tratados en el apartado 3.

En cuanto a la recuperación léxica⁶ se ha encontrado actividad importante en el giro supramarginal izquierdo (Campanella et al., 2001), en el giro cingulado posterior (Shah et al., 2001), en el giro parahipocámpico izquierdo y en la corteza orbitofrontal bilateral (Tsukiura & Cabeza, 2008) en tareas de asociación cara-nombre. El área de Broca (giro frontal inferior) muestra activación importante durante la recuperación léxica en tareas de denominación (Kemeny et al., 2006). La activación del polo temporal izquierdo y del giro temporal medio anterior se ha encontrado en una gran cantidad de estudios de denominación de nombres propios (Damasio et al., 1996; Damasio, Tranel, Grabowski, Adolphs, & Damasio, 2004; Gorno-Tempini et al., 1998, 2000; Gorno-Tempini & Price, 2001; Lindín, Díaz, Capilla, Ortiz, & Maestú, 2010; Tsukiura et al., 2002).

En relación a la recuperación fonológica⁷, se ha encontrado activación en el giro temporal superior posterior izquierdo o área de Wernicke (Indefrey & Levelt, 2000, 2004;

⁶ Aunque el sistema léxico incluye tanto lemas como lexemas, en el presente trabajo se habla de recuperación léxica como sinónimo de selección léxica, es decir se equipara con la recuperación de los lemas y por tanto con la recuperación de las características gramaticales y categóricas de las palabras (ver Indefrey & Levelt, 2004). Así, las tareas que se usan para evaluar específicamente el acceso a los lemas son tareas de decisión léxica, en las que es necesario clasificar las palabras en función de sus características gramaticales. Las tareas de asociación cara-nombre también son frecuentemente empleadas para evaluar el acceso a los lemas.

⁷ La recuperación fonológica hace referencia a la selección de los lexemas y al proceso de silabificación (ver Indefrey & Levelt, 2004). Aunque en tareas de denominación no puede haber acceso al código fonológico sin acceso a los lemas, se han utilizado diversos procedimientos para estudiar ambos procesos por separado, como por ejemplo demorar la respuesta articuladora (Kemeny et al., 2006).

Keller, Carpenter, & Just, 2001; Kemeny et al., 2006), en regiones parietales inferiores izquierdas (Keller et al., 2001), en la corteza prefrontal anterior izquierda, incluyendo el área de Broca (Keller et al., 2001; Kemeny et al., 2006), la ínsula y el giro supramarginal (Paulesu, Frith, & Frackowiak, 1993). Galdo-Álvarez, Lindín, y Díaz (2011) estudiaron la secuencia de la actividad eléctrica cerebral relacionada con la denominación de caras a partir de un algoritmo de estimación de fuentes cerebrales (*low resolution electromagnetic tomographies*-LORETA). Sus resultados pusieron de manifiesto que durante la denominación correcta se activa una amplia red neural, involucrando áreas occipitales, áreas occipito-temporo-parietales, áreas temporales y parietales mediales, el córtex cingulado anterior, el córtex prefrontal, la ínsula izquierda y áreas premotoras y sensoriomotoras.

1.2.3. Estudios electrofisiológicos

Existen varias líneas de investigación con ERPs en torno a la denominación de nombres propios: (a) estudios de procesamiento de nombres, (b) estudios de asociación cara-nombre y (c) estudios de la secuencia temporal en la producción del lenguaje.

(a) Estudios de procesamiento de nombres

Proverbio, Lilli, Semenza, y Zani (2001) en una tarea de recuperación léxica registraron los ERPs y observaron en la condición de recuperación de nombres comunes una mayor amplitud de N2 sobre localizaciones occipitales, mientras que entre los 320 y los 390 ms encontraron mayor amplitud sobre electrodos temporales anteriores y fronto-centrales izquierdos para los nombres propios que para los comunes. Concluyeron que la recuperación de nombres comunes y propios activa circuitos neurofuncionales diferentes debido a sus propiedades intrínsecas, basados en la recuperación de una entidad única en el caso de los nombres propios y en

asociaciones sensorio-motoras en el caso de los nombres comunes. En un estudio más reciente, Proverbio, Mariani, Zani, y Adorni (2009) emplearon una tarea de asociación semántica en la que se presentaban pares de nombres comunes y propios, siendo la tarea de los participantes juzgar si ambas palabras compartían una relación semántica. Encontraron RTs más largos y demoras en la latencia de N400 para los nombres comunes sin relación semántica que para los nombres propios sin relación semántica, concluyendo que cuando no es necesaria la recuperación directa del nombre, el acceso a los nombres propios no resulta más demandante que el acceso a nombres comunes.

Huddy, Schweinberger, Jentzsch, y Burton (2003) estudiaron la variación negativa contingente (*contingent negative variation*-CNV-) en una tarea de emparejamiento de caras en función de una característica semántica (profesión) o fonológica (número de sílabas). Encontraron que la CNV en ambos tipos de clasificaciones presentaba una distribución lateralizada a la derecha, siendo este efecto mayor en el caso de la comparación fonológica que de la semántica. Además, observaron que el componente N400 mostraba una topografía más anterior e izquierda en el caso de la clasificación fonológica que para la clasificación semántica.

(b) Estudios de asociación cara-nombre

Joassin et al. (2004) estudiaron los ERPs durante el reconocimiento de pares cara-cara, nombre-nombre o cara-nombre. Encontraron dos componentes en el trazado de la diferencia entre pares cara-cara/nombre-nombre versus cara-nombre/nombre-cara: una onda negativa en torno a los 285 ms en localizaciones parieto-occipitales izquierdas, y una onda positiva alrededor de los 300 ms en electrodos fronto-centrales. Los autores concluyeron que la recuperación de las representaciones de una asociación cara-nombre implica la activación de una red de áreas en el hemisferio izquierdo, que comienza en

regiones posteriores y se va extendiendo a regiones anteriores alrededor de los 300 ms. En un estudio posterior, Joassin, Meert, Campanella y Bruyer (2007) compararon los trazados de ERPs entre la recuperación de asociaciones animal-nombre y cara-nombre en una tarea de categorización semántica (lugar de procedencia/nacionalidad). Encontraron que ambos tipos de asociaciones daban lugar a dos complejos de negatividades posteriores/positividades anteriores sobre los 115 ms y entre los 300-400 ms, con una distribución más frontal en el caso de las asociaciones cara-nombre que animal-nombre.

Existen varios trabajos que han analizado las *Diferencias basadas en la ejecución posterior en memoria* o Dm⁸, aportando más datos a favor de que los sustratos neurales asociados a la recuperación exitosa de caras y nombres son diferentes. Guo, Voss, y Paller (2005) utilizando el paradigma nuevo/viejo encontraron una menor negatividad para caras que fueron posteriormente recordadas que para las olvidadas entre los 400 y los 800 ms, mientras que esta negatividad fue mayor para los nombres recordados con éxito que para los olvidados entre los 200 y los 600 ms. El trazado de ERPs para las codificaciones cara-nombre que resultaron exitosas fue más positivo que para las no exitosas en los tres intervalos temporales analizados (200-400 ms, 400-600 ms y 600-800 ms). MacKenzie y Donaldson (2009) obtuvieron que las caras recordadas correctamente en comparación con las no recordadas, causaban efectos entre los 500 y los 900 ms en regiones frontales derechas, mientras que los nombres lo hacían entre los 300 y los 500 ms en regiones frontales mediales y parietales izquierdas.

(c) Estudios de la secuencia temporal en la producción del lenguaje

Aprovechando la buena resolución temporal de los ERPs, algunos trabajos han estudiado los procesos que tienen lugar durante la denominación de caras. Una de las motivaciones fundamentales de estos estudios consiste en dilucidar si el acceso a la

⁸ La Dm (*Difference in subsequent memory*) es un aumento de la positividad del trazado de ERPs, que tiene lugar entre los 400 y los 800 ms, durante la codificación de las palabras que son recordadas con éxito en la fase de recuperación posterior, respecto de las no recordadas (ver Paller, Kutas, & Mayes, 1987).

información semántica y a la información fonológica tiene lugar de forma serial o en paralelo, principalmente mediante el análisis de dos componentes de los ERPs en tareas go/no-go⁹, el *potencial de preparación lateralizado (lateralized readiness potential-LRP)*, relacionado con la selección y preparación de las respuestas motoras (Eimer, 1998; Kolev, Falkenstein, & Yordanova, 2006; Praamstra, Plat, Meyer, & Horstink, 1999), y N2 ante ensayos no-go, que ha sido relacionado con la inhibición de respuesta (Schmitt, Münte, & Kutas, 2000; Schmitt, Schiltz, Zaake, Kutas, & Münte, 2001). En este apartado se hará mención exclusivamente a los resultados obtenidos para N2, ya que el LRP se tratará en el apartado de *potenciales cerebrales relacionados con el movimiento (movement related cortical potentials-MRCPs)*; ver punto 3.3.2). No obstante, N2 no ha sido analizado ante la presentación de estímulos faciales, y por tanto los siguientes estudios que describiremos hacen referencia a la denominación de animales u objetos.

Schmitt et al. (2000, 2001) emplearon una tarea de categorización en la que los participantes clasificaban los estímulos en función de una característica semántica (animal u objeto; Schmitt et al., 2000) o de una característica sintáctica (género de la palabra; Schmitt et al., 2001). Simultáneamente, llevaban a cabo una tarea go/no-go, determinada por una propiedad fonológica, responder si la palabra terminaba en /n/ o no responder si la palabra terminaba en /r/. También llevaron a cabo el experimento inverso, es decir clasificación fonológica y tarea go/no-go dependiendo de la característica semántica o sintáctica. En ambos estudios los autores encontraron que la onda N2 ante los ensayos no-go tenía una latencia más temprana cuando la clasificación dependía de una característica semántica (Schmitt et al., 2000) o sintáctica (Schmitt et al., 2001) que cuando dependía de

⁹ Las tareas go/no-go fueron inicialmente propuestas para evaluar la función del córtex prefrontal. Consisten en presentar estímulos ante los cuales se debe ejecutar una respuesta (ensayos go), junto a otros estímulos ante los cuales no se tiene que responder (ensayos no-go). Miden la capacidad de inhibición y el grado de control de la impulsividad.

información fonológica, concluyendo que el acceso a la información fonológica tiene lugar tras haber recuperado información semántica o sintáctica.

Además, Müller, y Haggort (2006), usando el mismo paradigma y analizando también el componente N2 no-go, encontraron que se accede más rápido a información semántica que a información sintáctica. Rodríguez-Fornells, Schmitt, Kutas, y Münte (2002) utilizaron la misma tarea para comparar los procesos de producción del lenguaje versus los procesos de comprensión. Estos autores encontraron que se accedía 170 ms antes a la información semántica que a la información fonológica durante la producción del lenguaje, mientras que en tareas de comprensión se accedía 80 ms antes a la información fonológica que a la información semántica.

Abdel-Rahman y Sommer (2003) y Abdel-Rahman, Van Turenhout, y Levelt (2003), llevaron a cabo un experimento muy similar. Ante fotografías de animales los participantes debían responder con una mano u otra en función de una característica semántica, que podía ser fácil (tamaño) o difícil (tipo de alimentación o hábitat), mientras que la decisión de responder o no dependía de una característica fonológica (si el fonema inicial era una vocal o una consonante). En la segunda parte del experimento se invertían las instrucciones. Al contrario que en los estudios anteriores, estos autores no encontraron diferencias en la latencia de N2 no-go entre ambos tipos de clasificaciones (fácil/difícil), por lo que concluyeron que el acceso a información semántica y fonológica no tiene lugar de manera serial, sino en paralelo.

Existen algunos estudios que han analizado otros componentes de los ERPs en relación al curso temporal de la producción del lenguaje. Lindín y Díaz (2010) encontraron en una tarea de denominación de caras de personas famosas un componente en torno a los 452 ms al que llamaron N450 y que relacionaron con el acceso a información semántica y léxica. En este mismo estudio y en el de Díaz et al. (2007) se

encontró una P3 en torno a los 470 ms que relacionaron con el acceso a información semántica, a la que llamaron P3 temprana, y una P3 entre los 550 y los 750 ms, P3 tardía, que parece estar relacionada con la categorización del estímulo en una de las categorías de respuesta, en base a la cantidad de información fonológica recuperada.

A modo de resumen, en la Figura 2 se puede ver una imagen en la que se representan las áreas cerebrales, intervalos temporales y componentes de los ERPs en los que parecen tener lugar los procesos relacionados con la recuperación de información léxica.

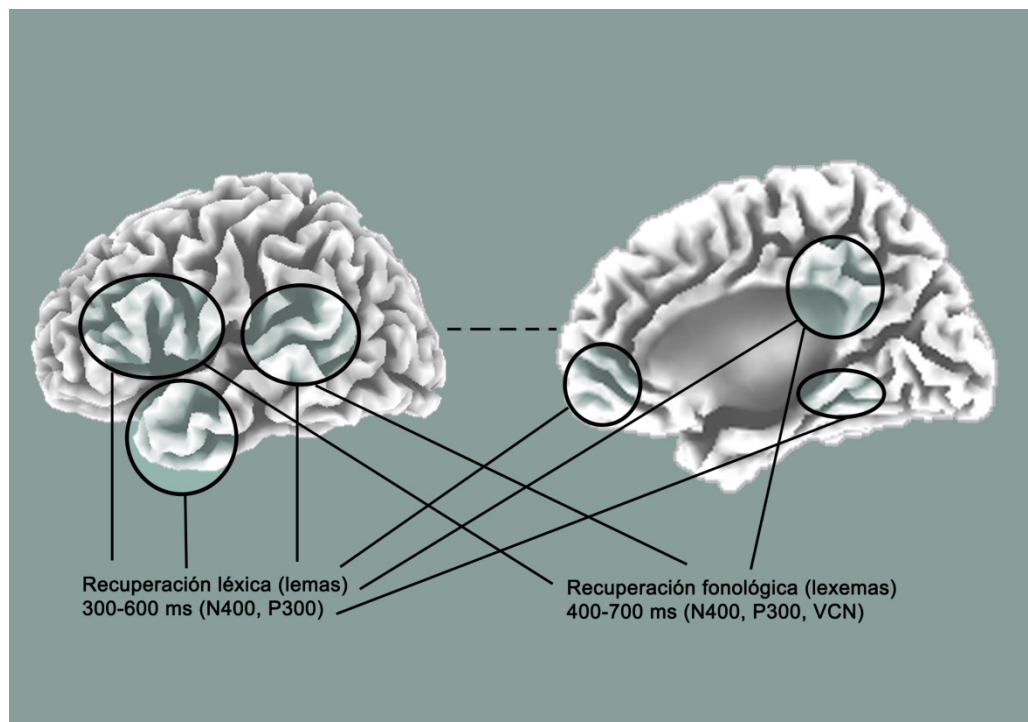


Figura 2. Recuperación léxica y fonológica: cuándo y dónde en el cerebro

1.3. Modelos cognitivos de reconocimiento y denominación de caras

A partir de los resultados de los distintos estudios revisados hasta aquí, se han ido desarrollando diversos modelos cognitivos sobre procesamiento y denominación de caras. El primer modelo funcional de reconocimiento de caras es el de Bruce y Young (1986), que surge a partir de los estudios realizados con la "tarea de decisión de familiaridad de caras". Plantearon la existencia de fases secuenciales que terminan con la producción de un nombre propio (ver Figura 3). Ante la presentación de una cara la primera fase se correspondería con los procesos perceptivos tempranos y su codificación estructural (análisis de la expresión facial, procesamiento visual directo,...). A continuación, estos códigos estructurales de la cara se compararían con los ya familiares almacenados en memoria, denominados *unidades de reconocimiento de caras* (*face recognition units* – FRUs–). La decisión de familiaridad estaría determinada por el grado de activación de una FRU. En caso de que la cara resultase conocida, se transmitiría la información desde la FRU activada hacia los *nodos de identidad de la persona* (*person identity nodes* – PINs–), donde se establecería la identidad de la persona. La activación de un PIN daría acceso a los *códigos semánticos específicos de identidad* (*identity-specific semantic codes* –ISSC–) que representarían toda la información conocida sobre esa persona excepto su nombre (ocupación, nacionalidad, rasgos de personalidad,...). Finalmente, se activarían los códigos fonológicos del nombre que permitirían su producción, que se almacenarían separados del resto de la información sobre la persona, y a los cuales sólo se podría acceder desde el PIN correspondiente.

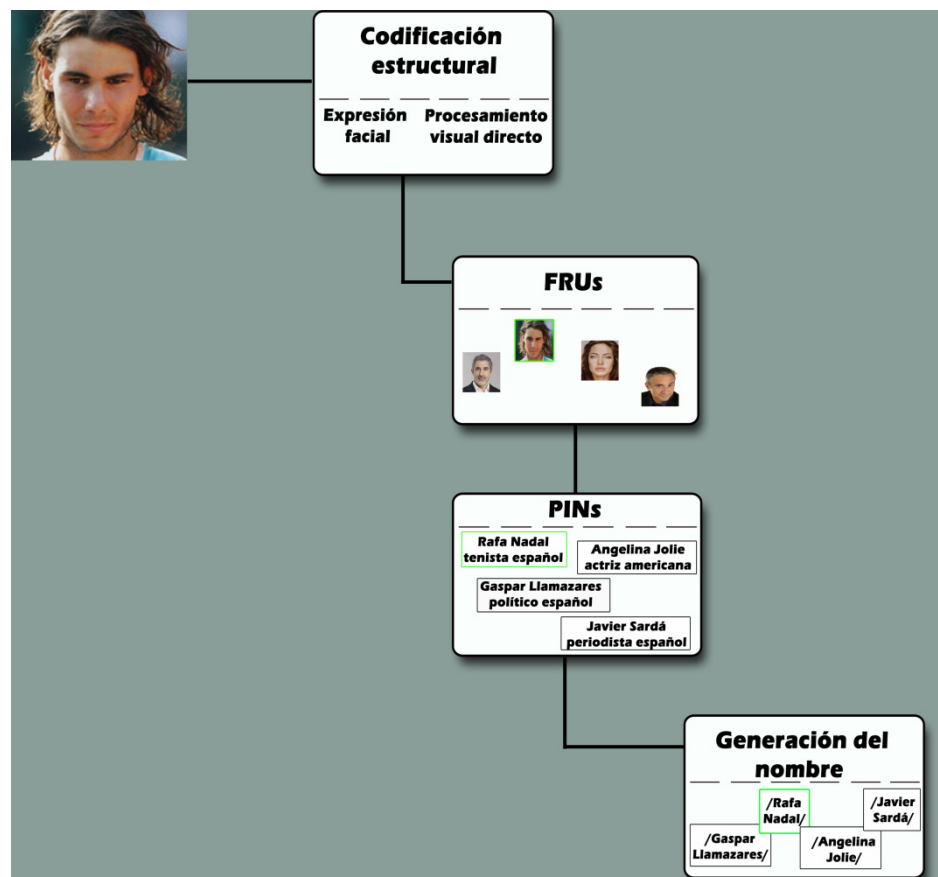


Figura 3. Primer modelo de procesamiento de caras propuesto por Bruce y Young (1986).

Este modelo ha tenido mucha influencia en la literatura científica sobre el procesamiento de caras, ya que proporciona un marco adecuado en el que encuadrar muchos de los resultados experimentales y neuropsicológicos sobre el reconocimiento, identificación y denominación de caras. El modelo parece explicar perfectamente los principales errores a la hora de identificar a una persona que se dan tanto en la vida cotidiana (Schweich, Van der Linden, Brédart, & Bruyer, 1992; Young, Hay, & Ellis, 1985) como en el laboratorio (Hanley & Cowell, 1988; Hay, Young, & Ellis, 1991; Johnston & Bruce, 1990; Yarmey, 1973; Young, McWeeny, Ellis et al., 1986; Young, Ellis et al., 1988); también permite explicar los problemas en la recuperación de nombres propios en personas con afasia (Lucchelli & De Renzi, 1992; Semenza & Zettin, 1989) y

otros efectos como el priming de repetición y el priming semántico (Valentine, Brennen, & Brédart, 1996). No obstante, no explica todos los datos obtenidos, como por ejemplo por qué el priming de repetición dura más que el semántico, o por qué el priming de repetición es específico para la modalidad sensorial pero el semántico no (Young, Hellawell et al., 1988). Tampoco explica por qué se da reconocimiento implícito de caras familiares en algunos pacientes con prosopagnosia (Young, Hellawell et al., 1988).

Para intentar resolver estos problemas Burton, Bruce, y Johnston (1990) diseñaron una simulación por ordenador del modelo de Bruce y Young, implementándolo en una *red de activación y competición interactiva (interactive activation and competition -IAC-)*. Este modelo consta de cuatro conjuntos o almacenes (ver Figura 4): 1) FRUs; 2) PINs; 3) *unidades de información semántica (semantic information units -SIUs-)*, las cuales contienen la información biográfica; 4) *unidades de input del nombre (name input units -NIUs-)*, que son unidades de reconocimiento del nombre cuando este se presenta escrito. Estas unidades de procesamiento se agrupan en conjuntos, con conexiones inhibitorias con el resto de las unidades del mismo conjunto, pero con conexiones excitatorias y bi-direccionales entre unidades de diferentes grupos. A diferencia del modelo de Bruce y Young, en este modelo los PINs dejan de contener información semántica, y pasan a considerarse marcadores de entrada a las SIUs. Además, es la activación supra-umbral de un PIN la que da lugar a la decisión de familiaridad y no la activación de una FRU.

Esta primera formulación del modelo IAC tan sólo pretendía dar respuesta a cuestiones relacionadas con el reconocimiento y la identificación de caras que no eran explicadas por el modelo de Bruce y Young, pero no contenía unidades de representación para la recuperación de un nombre propio.

Por este motivo, surgieron críticas desde la psicolingüística, que considera la denominación de caras como un caso de producción del lenguaje. La psicolingüística

considera que la producción del lenguaje conlleva tres etapas principales: la primera sería la de *conceptualización*, durante la cual se especifican los conceptos que se quieren expresar; en segundo lugar estaría la fase de *formulación*, en la cual tienen lugar los procesos relacionados con la selección de las palabras y con el acceso al almacén léxico para recuperar las características sintácticas y fonológicas. Por lo general, se acepta que esta fase comprende a su vez dos estadios, aunque existen resultados que no apoyan esta distinción (Caramazza & Miozzo, 1997; Miozzo & Caramazza, 1997). El primer estadio dentro de la fase de *formulación* sería la selección léxica (selección de los lemas, que son elementos léxicos abstractos que no contienen información fonológica) y el segundo, la codificación fonológica de los lemas seleccionados para producir un plan fonético (selección de los lexemas) (Levelt, 1989; Levelt, Roelofs, & Meyer, 1999). La última fase es la de *articulación*, donde el mensaje codificado fonológicamente se convierte en habla. Esta descomposición de procesos es la empleada por la gran mayoría de modelos seriales sobre producción del lenguaje (Butterworth, 1989; Levelt, 1989, 1992; Schriefers, 1990) y también por algunos modelos de activación interactiva (Dell, 1986; Dell & O'Seaghdha, 1991).

Brédart y Valentine (1992) propusieron una revisión del modelo de Bruce y Young para acomodarlo a las teorías psicolingüísticas sobre producción del lenguaje, incluyendo códigos léxicos de nombres entre los PINs y los códigos fonológicos. No obstante, esta adaptación no fue capaz de explicar por qué la información semántica sobre una persona es más sencilla y más rápida de recuperar que un nombre propio, cuando el acceso desde los PINs es paralelo a ambos tipos de información.

Para explicar este aspecto, Burton y Bruce (1992, 1993) realizaron varias reformulaciones del modelo IAC e incorporaron unidades de nombres propios en las SIUs, junto con el resto de la información semántica. Introdujeron además un nuevo

conjunto de unidades, las *unidades de salida léxica* (*lexical output units*—LOUs—), que contendrían las unidades léxicas necesarias para la producción de un nombre (ver Figura 4). Esta reformulación consiguió simular con éxito la mayor complejidad a la hora de recuperar un nombre propio que información semántica, pero por otra parte daba lugar a un resultado controvertido, ya que predecía que cuanto más información semántica se tuviera sobre de la persona más difícil y lento sería recuperar su nombre, debido a las conexiones inhibitorias dentro del conjunto de SIUs, resultado que no coincide con los datos empíricos disponibles.

Así pues, Brédart et al. (1995) realizaron una nueva reformulación al modelo IAC, diseñando una red basada en la arquitectura "Jets and Sharks" de McClelland (1981). Incluyeron un conjunto de PINs, que continúan siendo marcadores sin información, un conjunto de LOUs, y subdividieron las SIUs en diferentes conjuntos separados para las propiedades semánticas (ver Figura 4). El modelo seguía manteniendo el acceso en paralelo desde los PINs a los diferentes sub-almacenes semánticos y al almacén de unidades léxicas, y dentro de cada almacén las representaciones situadas en el mismo nivel mantendrían conexiones inhibitorias entre ellas. De esta manera, Brédart et al. fueron capaces de replicar los resultados obtenidos por Burton y Bruce, además de producir resultados consistentes con los datos empíricos sobre la relación entre la facilidad de recuperar un nombre con la cantidad de información semántica disponible sobre esa persona.

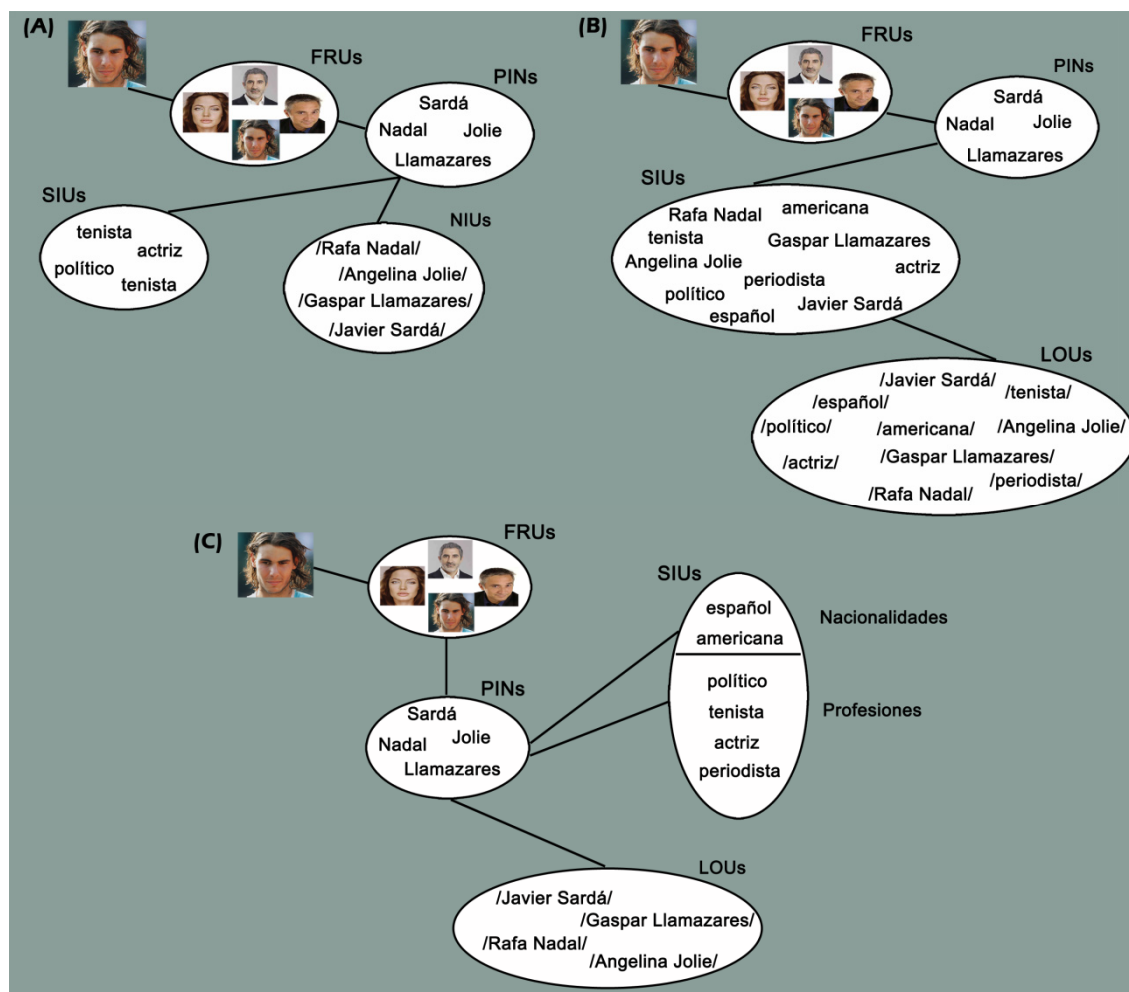


Figura 4. Evolución de los modelos IAC sobre procesamiento de caras: (A) primer modelo IAC propuesto por Burton, Bruce y Johnston (1990), (B) reformulación propuesta por Burton y Bruce (1993) y (C) reformulación propuesta por Brédart, Valentine, Calder, y Gassi (1995).

Otro modelo relevante es el propuesto por Burke, MacKay, Worthley, y Wade (1991), muy ligado a las teorías psicolingüísticas de acceso al léxico (ver Figura 5). Estos autores proponen un modelo basado en la teoría de estructura de nodos (MacKay, 1987), que no se restringe a explicar el procesamiento de caras sino el procesamiento de objetos en general, pero realizando una importante diferenciación entre el acceso al léxico para nombres propios y para nombres comunes. Para ambos tipos de estímulos, se establece la existencia de nodos de concepto visual (análogos a las FRUs en el caso de las caras), que

se conectan con nodos proposicionales que representan la información semántica. Pero en el caso de los nombres comunes tanto los nodos visuales como los proposicionales se conectarían directamente con un nodo léxico (lemas), a través del cual se accedería al sistema fonológico (lexemas), mientras que en el caso de los nombres propios ni los nodos visuales ni los proposicionales estarían directamente conectados con el nodo léxico relevante.

Burke et al. (1991) proponen la existencia de un nodo léxico intermedio que denominaron *frase de nombre propio*, que equivale a los lemas del nombre completo, desde el cual se enviaría activación hacia los lemas de nombre y apellido por separado, y desde estos hacia los lexemas. Con esta diferenciación, estos autores han logrado explicar la razón de que sea más difícil recuperar un nombre propio que un nombre común. En el caso de los nombres comunes, existen muchas conexiones entre los nodos proposicionales y el nodo léxico, cuya activación se suma para conseguir activar completamente el nodo léxico correspondiente, mientras que en el caso de los nombres propios el nodo de frase de nombre propio se conecta con los nodos léxicos de nombre y apellido por medio de una conexión simple.

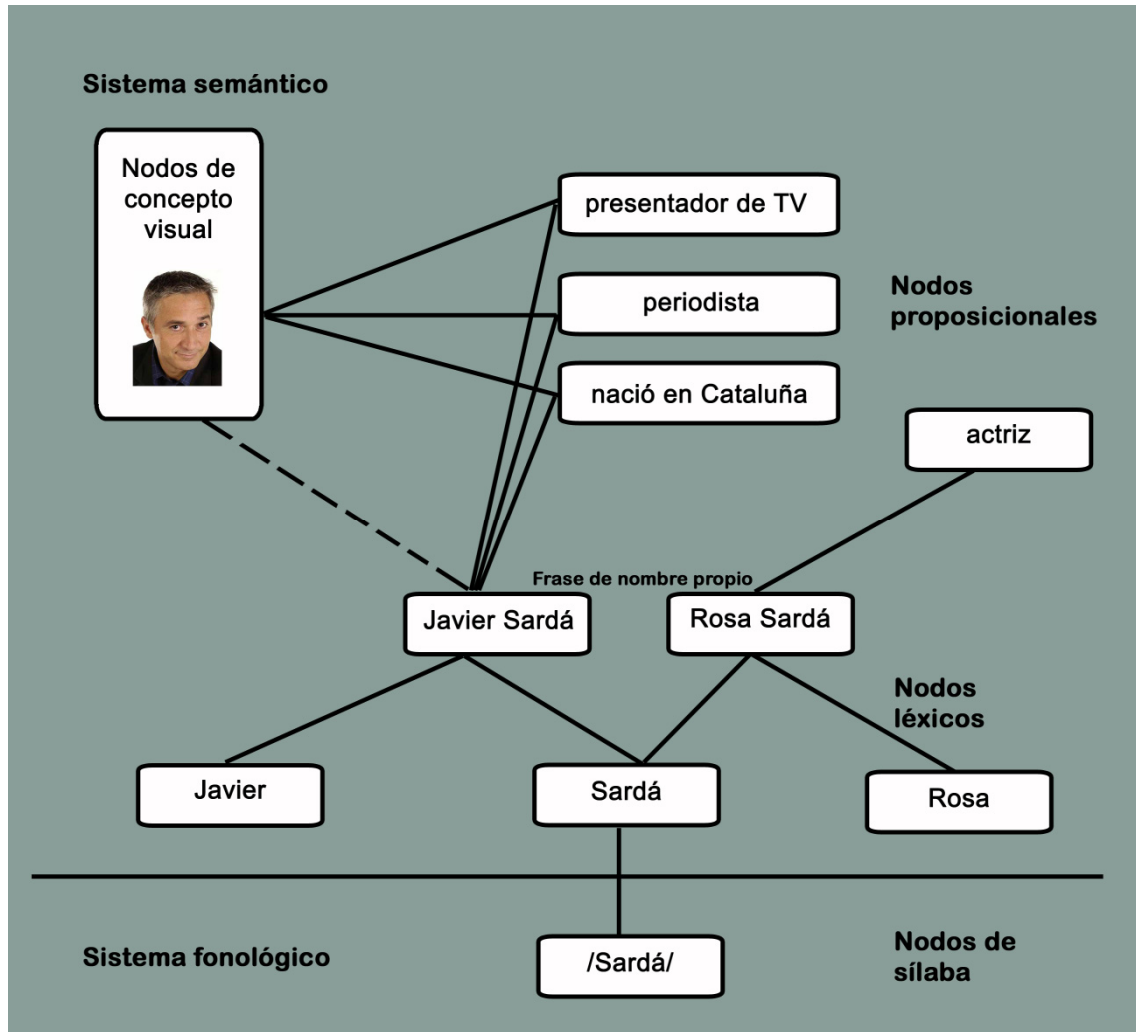


Figura 5. Modelo nodal de acceso al léxico propuesto por MacKay y Burke (1990)

El modelo más reciente es el de Valentine et al. (1996) en el que pretendieron integrar el modelo IAC con las teorías psicolingüísticas, para dar respuesta a los resultados experimentales obtenidos.

Los niveles de representación fundamentales de este modelo son (ver Figura 6): 1) nivel perceptivo, que daría lugar a la codificación estructural de la cara; 2) FRUs; 3) PINs, que en este modelo también funcionan como marcadores sin información, a través de los cuales se accede en paralelo tanto al almacén semántico como al léxico; 4) *sistema semántico*, en el que se pueden distinguir dos sub-almacenes intercomunicados: por un lado estaría el *sistema semántico general*, que contendría los nodos que permiten el acceso al nombre de objetos y de propiedades descriptivas; y por otro lado, el *sistema de*

información específica de identidades, cuyos nodos estarían conectados directamente a los PINs. Al igual que en el modelo de Burton y Bruce (1992, 1993) y de Brédart et al. (1995) este almacén estaría dividido en sub-almacenes por categorías; 5) el siguiente paso sería el acceso al léxico semántico o lemas, también dividido en dos sub-almacenes, uno para los lemas de nombre comunes (al que se accedería vía el sistema semántico general), y otro para los lemas de nombres propios (al que se accedería vía PINs). El léxico de nombres propios adopta la estructura nodal defendida por Burke et al. (1991), estando en un primer nivel los *nodos de frase de nombre propio*, y en un segundo nivel los lemas separados para el nombre y para los apellidos; 6) la activación del léxico fonológico o lexemas, que dan lugar a un plan fonético; y 7) finalmente, tendría lugar la articulación.

El modelo de Valentine et al. (1996) ha intentado con éxito dar respuesta a la mayoría de resultados obtenidos en este campo de estudio. La estructura del sistema semántico de este modelo explica el hecho de que los nombres propios sean más difíciles de recuperar que la información semántica sobre una persona. Además, al adoptar el sistema propuesto por Burke et al. (1991), el modelo es capaz de explicar la mayor dificultad para denominar nombres propios.

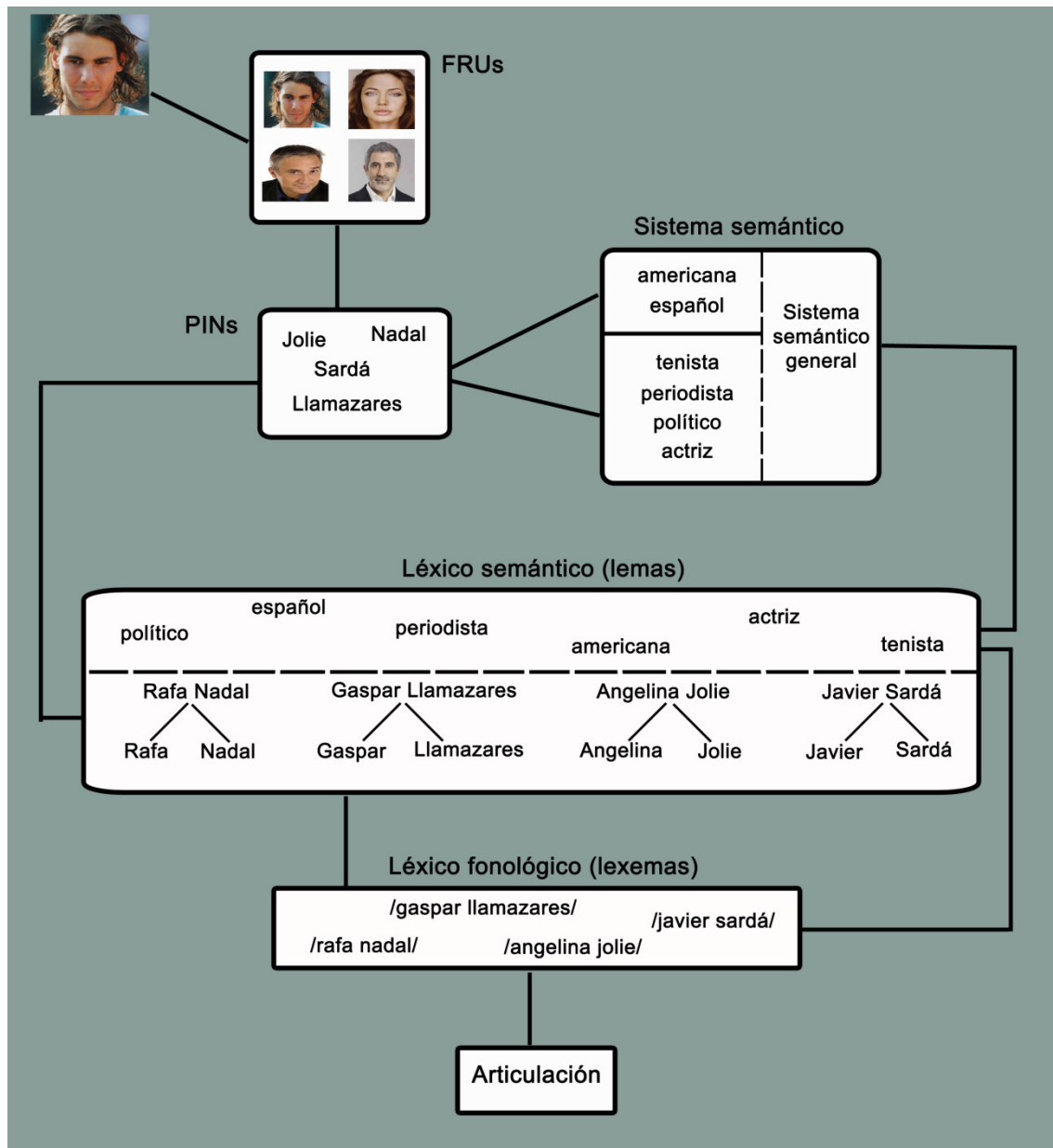


Figura 6. Modelo integrador del procesamiento de caras propuesto por Valentine, Brennen y Brédart (1996)

2. El fenómeno de la punta de la lengua

La denominación supone recordar la etiqueta verbal asociada a un objeto, acción, lugar o persona particular y requiere la producción del nombre de forma hablada o escrita. No obstante, en muchas ocasiones en el curso de la vida diaria la denominación puede fallar y no somos capaces de recuperar un nombre concreto. Todos hemos tenido alguna vez la frustrante sensación de querer decir una palabra y no ser capaces, estando al mismo tiempo completamente seguros de que la conocemos, de que la hemos recuperado en otras ocasiones y de que está “a punto” de ser recuperada. Esta experiencia es lo que la psicología cognitiva ha llamado *fenómeno de la punta de la lengua* (*tip of the tongue* - TOT-).

2.1. Estudios conductuales

A pesar de que William James (1883, en Maril, Wagner, & Schacter, 2001) ya hablaba sobre esta particular experiencia, definiéndola como un hueco que está intensamente activo cuando intentamos recordar un nombre, no fue hasta 1966 cuando Brown y McNeill llevaron a cabo el primer estudio experimental sistemático sobre el fenómeno TOT, al que definieron como un fallo al recordar una palabra que estamos seguros de conocer, sintiendo su recuerdo como inminente (Brown & McNeill, 1966). Su principal objetivo era demostrar como el fenómeno TOT apoyaba el concepto de recuerdo genérico, durante el cual diversas características de una palabra son accesibles en ausencia de la palabra en sí misma, ya que según los autores el estado TOT ocurre porque la persona accede a información genérica, pero no a información específica. Con este trabajo, Brown y McNeill introdujeron la primera metodología científica para el estudio del fenómeno TOT, demostrando que podía ser estudiado en el laboratorio.

A partir de este estudio seminal, se han llevado a cabo multitud de investigaciones desde la psicología cognitiva con el objetivo de describir sus propiedades. Parece tratarse de un fenómeno universal, ya que se ha constatado su presencia en prácticamente todas las culturas (Schwartz, 1999) y aparece en todas las edades, desde la infancia (Hanly & Vandenberg, 2010) hasta la vejez (Burke et al., 1991; Burke, Locantore, Austin, & Chae, 2004; Evrard, 2002; James, 2006; Rastle & Burke, 1996).

Un fenómeno que se ha relacionado frecuentemente con los estados TOT es el *sentimiento de conocer* o *feeling of knowing* (FOK) que se traduce en una sensación de familiaridad para la información inaccesible. El estado FOK implica un fallo en la recuperación de información previamente codificada, acompañado de una sensación de familiaridad y de que puede ser reconocida con posterioridad (Maril, Simons, Mitchell, Schwartz, & Schacter, 2003), mientras que el estado TOT hace referencia a un estado en el que la persona está segura de conocer el nombre y de que puede recordarlo (Brown & McNeill, 1966). Existe cierta polémica acerca de si los estados TOT y FOK son cuantitativa o cualitativamente diferentes. Así existen algunos datos a favor de la idea de que los estados TOT son FOKs extremos, asumiendo mecanismos similares subyacentes a ambos tipos de respuestas (Caramazza & Miozzo, 1997; Litman, Hutchins, & Russon, 2005; Metcalfe, Schwartz, & Joaquim, 1993). No obstante, la mayoría de los datos aportados en la literatura parecen apoyar la existencia de diferencias cualitativas entre ambos fenómenos (Maril et al., 2003; Maril, Simons, Weaver, & Schacter, 2005; Schwartz, 2008; Widner, Otani, & Winkelman, 2005).

A partir de estudios con diarios de recuerdo se ha informado que los estados TOT parecen ocurrir en la vida diaria alrededor de una vez a la semana (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986; Gollan, Montoya, & Bonnaini, 2005; Heine, Ober, & Shenaut,

1999; Reason & Lucas, 1984). En estudios de laboratorio la incidencia media es de un 15 % (Brown, 2012).

Las tareas de denominación y los estímulos empleados para provocar estados TOT han sido muy variados: definiciones, dibujos, caras, definiciones junto a dibujos y pares asociados (ver Brown, 2012 para una revisión).

El porcentaje de TOTs parece aumentar en el caso de palabras con baja densidad de vecinos ortográficos o fonológicos (Harley & Bown, 1998; Vitevitch & Sommers, 2003), de palabras con baja recencia de uso (Bonin, Perret, Méot, Ferrand, & Mermillod, 2008; Burke et al., 1991; Cleary, 2006; Cleary & Reyes, 2009; Cleary & Specker, 2007), de palabras con baja frecuencia de uso (Brown & McNeill, 1966; Burke et al., 1991; Hanly & Vandenberg, 2010; Vitevitch & Sommers, 2003), de palabras largas (Hanley & Chapman, 2008; Hanly & Vandenberg, 2010), así como con la edad de los participantes, siendo mayor en las personas de edad avanzada (Burke et al., 1991, 2004; Cohen & Faulkner, 1986; Cross & Burke, 2004; Evrard, 2002; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Gollan & Brown, 2006; Heine et al., 1999; James, 2006; James & Burke, 2000).

Además, la mayoría de los estudios experimentales señalan que los nombres propios, entre ellos los nombres de personas, resultan más vulnerables al fenómeno TOT que los nombres comunes (Brown, 1991; Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986; Evrard, 2002; Gollan et al., 2005; Hanley, 2011; Rastle & Burke, 1996). Los estudios mediante diarios de recuerdo encontraron que los participantes informaban de mayores dificultades en la recuperación de nombres de personas conocidas que en cualquier otra categoría y solían ser más frecuentes con los nombres de familiares o amigos de los participantes que con nombres de personas famosas (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986).

Existen diferentes interpretaciones de por qué resulta más difícil la recuperación de nombres de personas que de objetos comunes. Algunos autores lo explican apelando a que los nombres propios son expresiones de referencia puras, y por tanto, carentes de significado y arbitrarios, ya que se refieren a ítems individuales más que a categorías de ítems, como en el caso de los nombres comunes (Brédart et al., 1995; Burke et al., 1991; Luchelli & De Renzi, 1992; Semenza & Zettin, 1989; Valentine et al., 1996). Otra posible explicación, propuesta por Brédart (1993), es que denominar un nombre propio requiere la recuperación de una etiqueta específica y particular, mientras que los nombres comunes a menudo tienen sinónimos y puede haber etiquetas para diferentes niveles de categorización que pueden designar correctamente un objeto o acción. Burton y Bruce (1992) propusieron que esta dificultad deriva del hecho de que los nombres propios normalmente se refieren únicamente a una persona, es decir que no son compartidos por demasiada gente. Una hipótesis complementaria a las anteriores es la de la *posible fonología* (Brennen, 1993), según la cual hay más fonologías que son consideradas plausibles y aceptables como nombres de personas que como nombres comunes, haciendo por tanto más difícil el acceso a un nombre de persona que a un nombre común.

Durante un TOT se puede recuperar información relacionada con la palabra diana. En general, se recupera información semántica (Bock & Levelt, 1994; Hay et al., 1991) y fonológica parcial (Brown & McNeill, 1966; Brown & Nix, 1996; Burke et al., 1991; Caramazza & Miozzo, 1997; Gollan et al., 2005; Hanley & Chapman, 2008; Yarmey, 1973), bastante precisa. También se recuperan algunas características sintácticas (Caramazza & Miozzo, 1997; Miozzo & Caramazza, 1997). Yarmey (1973) fue el primero en investigar en el laboratorio el estado TOT ante nombres propios utilizando para ello una tarea de denominación de fotografías de personas famosas. Al igual que con otras categorías de estímulos, Yarmey encontró que la letra inicial se recuperaba

alrededor del 59-68 % de las veces dependiendo si se trataba del primer nombre o del apellido, y que el número de sílabas era correctamente recuperado en torno al 70 % de los TOTs.

Ciertas palabras relacionadas, bien semántica o fonológicamente, con la palabra objetivo se recuerdan con bastante frecuencia (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986; Reason & Lucas, 1984; White & Abrams, 2002). En la revisión de Brown (2012) se puso de manifiesto que estas palabras intrusas surgen entre un 40 y un 70 % de las veces, y que por lo general, las palabras relacionadas ortográficamente predominan sobre las relacionadas semánticamente.

Existen abundantes trabajos que han estudiado la resolución de los TOTs. Los estudios con diarios de recuerdo informan de altas tasas de resolución espontánea (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986; Heine et al., 1999; Schwartz, 2001). No obstante, en estudios de laboratorio, el porcentaje de resolución inmediata varía considerablemente desde un 2 % (Frick-Horbury & Guttentag, 1998) hasta un 90 % (Dahlgren, 1998) y parece verse favorecida por el uso de claves fonológicas pero no semánticas (Burke et al., 1991; Meyer & Bock, 1992; Yarmey, 1973).

En general, se han encontrado RTs mayores para TOT que para el éxito en la recuperación (Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Lindín & Díaz, 2010; Lindín et al., 2010; Maril et al., 2001; Shafto, Stamatakis, Tam, & Tyler, 2010), también cuando se comparan con los estados FOK (Maril et al., 2005) e incluso cuando los participantes desconocen el nombre (Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Lindín & Díaz, 2010; Lindín et al., 2010; Shafto et al., 2010).

2.2. Estudios de localización cerebral

Existen pocos estudios que hayan investigado las estructuras cerebrales que subyacen al fenómeno TOT. Kikyo, Ohki, y Sekihara (2001) mediante *resonancia magnética funcional* (*functional magnetic resonance imaging-fMRI*-) y empleando una tarea en la que los participantes debían responder pulsando una tecla en función de si recuperaban (ensayos TOT que se resolvían en los 6 segundos posteriores a la presentación del estímulo) o no (ensayos TOT que no se llegaban a resolver transcurridos 6 segundos) el nombre de las personas que se definían en una serie de preguntas. Los resultados de fMRI pusieron de manifiesto durante los ensayos TOT resueltos activación de la corteza prefrontal dorsolateral y áreas premotoras izquierdas, además del córtex cingulado anterior, mientras que durante los ensayos fallidos no se encontró activación de estas áreas. Los autores interpretaron la participación de estas zonas cerebrales en el control mnésico y la recuperación de información fonológica. No obstante, los resultados de este estudio son difíciles de interpretar ya que los ensayos TOT sin resolver contenían tanto aquellos bloqueos que eran auténticos TOTs como aquellos debidos al desconocimiento del nombre.

Maril et al. (2001), también con fMRI, utilizaron una tarea en la que, empleando preguntas de cultura general, los participantes tenían que pulsar uno de tres botones, en función de si se producía la recuperación del nombre (KNOW-K-), se producía un TOT o no se conocía el personaje (DON'T KNOW-DK-). Durante la fase de recuperación obtuvieron una mayor activación en los ensayos TOT que en K y DK en el giro cingulado anterior, áreas prefrontales dorsolaterales y ventrolaterales derechas y regiones temporales derechas. En un estudio posterior, Maril et al. (2005) intentaron ofrecer una comparación rigurosa de la activación cerebral entre el estado TOT, el estado FOK, el

éxito en la recuperación (K) y fallo en la recuperación (DK). De nuevo, encontraron una mayor activación del giro cingulado anterior y de regiones prefrontales anteriores en TOT que en K. En comparación con FOK, los ensayos TOT desencadenaron mayor activación en el cíngulo anterior, córtex prefrontal dorsolateral e inferior derecho y córtex prefrontal anterior bilateral. Interpretaron estos resultados apelando a la participación de estas áreas frontales en mecanismos de control cognitivo, es decir, de monitorización del conflicto y del control de la información recuperada, necesarios durante el estado TOT.

Shafte, Burke, Stamatakis, Tam, y Tyler (2007) utilizando *resonancia magnética estructural* (*structural magnetic resonance imaging-MRI*) y Shafte et al. (2010) mediante fMRI, empleando una tarea de denominación de caras de personajes famosos, concluyeron que la ínsula izquierda tenía un papel fundamental en la recuperación fonológica, y por tanto, que era especialmente responsable de los déficits fonológicos en TOT. En el segundo estudio (Shafte et al., 2010) además confirmaron los hallazgos de Maril et al. (2001, 2005), ya que encontraron mayor activación, en la condición TOT que en la de éxito en la denominación, en el cíngulo anterior y en el córtex frontal inferior izquierdo.

Lindín et al. (2010) en un estudio con *magnetoencefalografía* (MEG) en el que los participantes debían decir el nombre de una serie de caras de personas famosas, identificaron menor activación en TOT que en la denominación exitosa en el intervalo temporal entre los 310 y los 520 ms, en áreas frontales y temporales izquierdas, giro parahipocámpico bilateral y giro fusiforme derecho, diferencias de activación que se relacionaron con la génesis del estado TOT. En un intervalo posterior (740-820 ms), la activación de regiones occipitales bilaterales, temporales izquierdas, y frontales y parietales derechas fue mayor en TOT que en la denominación exitosa, diferencias que

interpretaron como la consecuencia de la búsqueda infructuosa del nombre en la condición TOT.

Utilizando una tarea muy similar a la de Lindín et al. (2010), Galdo-Álvarez et al. (2011) compararon, entre las condiciones de éxito en la denominación (K) y TOT, la secuencia temporal de activación de las fuentes neurales de los ERPs, obtenidas mediante estimación de fuentes con el programa LORETA. Encontraron diferencias en la activación entre ambas condiciones durante el intervalo de 538 a 698 ms, con una mayor activación para la condición de éxito en la denominación que para TOT en la corteza cingulada anterior y el área motora suplementaria (supplementary motor area-SMA), lo que fue interpretado como reflejo de la preparación de la respuesta motora y la recuperación exitosa de información semántica y fonológica en la condición de éxito. No obstante, en intervalos más tardíos (1000-1500 ms) encontraron activación del cíngulo anterior tan sólo en TOT, resultado que atribuyeron a la búsqueda continuada del nombre en esta categoría.

2.3. Estudios electrofisiológicos

Díaz et al. (2007) estudiaron por primera vez los ERPs en una tarea de denominación de caras de personajes famosos comparando una condición de éxito (recuperación correcta del nombre) con la recuperación fallida, bien por desconocimiento del nombre o por entrar en estado TOT. La tarea consistía en la presentación de fotografías de personajes famosos ante las cuales los participantes debían responder pulsando una tecla determinada en base a si creían saber o no el nombre del personaje. Posteriormente a la respuesta manual, los participantes tenían que dar una respuesta verbal que podía ser clasificada en tres categorías: 1) K: conoce el nombre y lo verbaliza correctamente; 2)

DK: no conoce el nombre, reconociendo o no al personaje, y entonces dice “No lo sé”; y, 3) TOT: conoce el nombre pero se encuentra en estado TOT y dice “No me sale”.

Los resultados obtenidos en dicho estudio pusieron de manifiesto que no existían diferencias entre K y TOT con anterioridad a los 450 ms, confirmando que el procesamiento durante las fases iniciales de percepción (P100), codificación estructural (N170) y reconocimiento de las caras (P2 y N2) era muy similar entre el éxito y el estado TOT. En el intervalo 450-550 ms encontraron un componente, al que denominaron P3-temprana, que no mostró diferencias entre categorías de respuesta y que relacionaron con la identificación de la cara a través del acceso al PIN. Posteriormente, observaron otro componente, al que denominaron P3-tardía, con un pico en torno a los 676 ms y con una topografía más parietal, que los autores relacionaron con el componente P600 o LPC encontrado en otros estudios de procesamiento de caras y asociado con la evaluación y categorización del estímulo. La ausencia de diferencias en la latencia de este último componente entre las condiciones les llevó a concluir que el tiempo necesario para clasificar el estímulo era similar entre la recuperación exitosa del nombre y el estado TOT. La amplitud a pico tampoco resultó diferente entre ambas condiciones, pero sí la amplitud media en el intervalo 550-750 ms, siendo ésta mayor en la condición de éxito en la denominación que en TOT. Esta diferencia se relacionó con la cantidad de recursos de procesamiento dedicados a la categorización del estímulo, siendo menor en TOT al estar divididos entre la categorización del estímulo y la intensa búsqueda de información fonológica.

El último componente identificado en ese trabajo fue una onda negativa tardía (*late negative wave* -LNW-), en el intervalo 1350-1550 ms. Ésta mostró una gradación en su amplitud, siendo mayor en DK, seguida de K y menor en TOT, lo que les llevó a proponer que este componente podría estar relacionado con algún mecanismo de revisión

de la categorización del estímulo y/o asociado a la respuesta seleccionada. Teniendo en cuenta además que el pico máximo de la LNW tuvo lugar antes de la respuesta manual en DK y en K, pero después en TOT, los autores concluyeron que en DK y K los participantes podrían emitir una respuesta sin necesidad de completar este proceso de revisión, con el consiguiente cierre de la época estimular y la liberación de los recursos de procesamiento (en mayor medida en la categoría DK), mientras que en TOT los recursos estarían todavía ocupados en la búsqueda del nombre, y por lo tanto no se podría cerrar la época debido a la situación de conflicto.

Lindín y Díaz (2010) replicaron parcialmente los resultados obtenidos por Díaz et al. (2007) en otra muestra de jóvenes, pero utilizando un número mayor de estímulos, cambiando el modo de respuesta (los participantes pulsaban un botón diferente en función de la respuesta, es decir, uno para K, otro para DK y otro diferente para TOT) e incluyendo una demora entre la pulsación del botón y la respuesta verbal, con el fin de eliminar cualquier influencia de la conducta motora verbal sobre la parte final del trazado de ERPs. A diferencia del estudio de Díaz et al. (2007), Lindín y Díaz, encontraron diferencias en la latencia de P3 temprana y en un componente de la familia de N400 (N450), siendo ambos más tardíos en TOT que en K. A partir de esos resultados, concluyeron que el acceso a la información semántica y léxica parece ser más tardío en TOT que en K cuando es necesaria una mayor concreción a la hora categorizar el estímulo, ya que a diferencia del estudio anterior, la tarea requería pulsar un botón específico para K y otro para TOT, por lo que los participantes tendrían que acceder a más información antes de dar una respuesta. La segunda diferencia importante fue que la amplitud de la LNW no difirió entre categorías, por lo que interpretaron que las diferencias encontradas en este componente en el estudio anterior (Díaz et al., 2007)

pudieron ser debidas a una modulación del trazado de ERPs por parte de los componentes motores relacionados con la preparación y/o ejecución de las respuestas verbales.

A continuación se presenta la Figura 7 en la que se ilustran las posibles áreas cerebrales responsables de la génesis y las consecuencias del estado TOT junto con los intervalos temporales obtenidos a través de los estudios con ERPs.

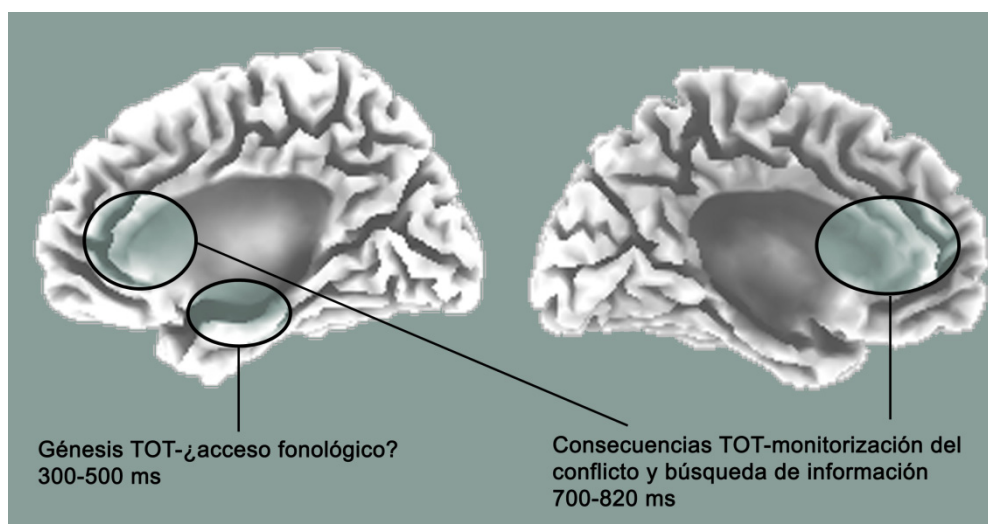


Figura 7. El fenómeno TOT: cuándo y dónde en el cerebro

2.4. Modelos explicativos

Uno de los aspectos que más investigación ha generado en torno al fenómeno TOT es su etiología, los mecanismos a partir de los cuales se genera, se desarrolla y se mantiene. Existen varias hipótesis que pretenden dar respuesta a estas interrogantes, las cuales se pueden encuadrar en tres áreas de estudio de la *psicología*: la psicolingüística, la memoria y la metacognición. A partir de estos acercamientos se han planteado varios tipos de modelos que se pueden organizar, siguiendo a Brown (2012) y a Schwartz y Metcalfe (2011), en dos tipos principales: **modelos de acceso directo** y **modelos inferenciales**.

a) Los **modelos de acceso directo** proponen que el fenómeno TOT refleja una activación parcial de la información almacenada. Se han propuesto dos interpretaciones

principales desde esta perspectiva: *hipótesis del bloqueo por inhibición* e *hipótesis del déficit de transmisión*.

La *hipótesis del bloqueo por inhibición* (Woodworth, 1929, ver Jones, 1989), plantea que el fenómeno TOT se debe a que la recuperación del nombre es inhibida o bloqueada por palabras intrusas. La influencia de estas palabras sobre el fenómeno TOT ha sido estudiada extensamente, utilizando bien el paradigma de *priming* o de *cueing*¹⁰ (Cross & Burke, 2004; James & Burke, 2000; Meyer & Bock, 1992; Reason & Lucas, 1984), pero los resultados obtenidos son poco concluyentes. Tampoco parecen apoyar esta teoría los estudios de TOT en personas mayores, ya que el número de TOTs aumenta con la edad (Burke et al., 1991), esta teoría predice que el número de palabras intrusas también aumentará, no obstante esta predicción es errónea ya que se ha encontrado el efecto contrario (Burke et al., 1991).

La *hipótesis del déficit de transmisión* (Burke et al., 1991; MacKay & Burke, 1990) (ver Figura 5), parte de la teoría de estructura de nodos propuesta por MacKay (1987) aplicada a la producción del lenguaje. Según esta hipótesis el estado TOT se produciría cuando la activación falla en ser completamente transmitida desde el sistema semántico al fonológico, es decir cuando la activación fonológica es insuficiente o parcial. Este déficit de transmisión está modulado por tres variables: la frecuencia y la recencia de uso de las palabras y la edad. Las conexiones entre los nodos léxicos y fonológicos se debilitan cuando el historial de activación de la palabra es poco frecuente o poco reciente y a medida que avanza la edad de las personas.

¹⁰ El paradigma de *cueing* hace referencia a tareas en las que se ofrece algún indicio o pista para favorecer (pista congruente con el estímulo diana) o interferir (pista incongruente con el estímulo diana) la ejecución de los participantes. En la literatura sobre el fenómeno TOT las tareas de *cueing* se han utilizado para favorecer la resolución de los estados TOT, presentando indicios sobre la palabra diana (primera letra o sílaba, guiones que indican la extensión de la palabra, etc.), palabras relacionadas semántica o fonológicamente, o mediante la presentación de estímulos visuales similares al estímulo objetivo (ver Brown, 2012 para una revisión).

Este modelo hace dos predicciones básicas. La primera es que los estados TOT darán lugar a una importante cantidad de alternativas persistentes o palabras intrusas, aspecto corroborado por la mayoría de resultados experimentales (Brown & McNeill, 1966; Brown & Nix, 1996; Burke et al., 1991; Caramazza & Mioozo, 1997; Gollan et al., 2005; Hanley & Chapman, 2008; Yarmey, 1973). La segunda de las predicciones es que si se proporciona información fonética sobre la palabra objetivo se reducirá la probabilidad de experimentar un TOT y la resolución se verá facilitada, predicción también apoyada por resultados experimentales (James & Burke, 2000; White & Abrams, 2002). Los estudios electrofisiológicos revisados en el punto anterior (Díaz et al., 2007; Lindín & Díaz, 2010) también ofrecen apoyo a la hipótesis del déficit de transmisión proponiendo que la mayor amplitud de P3 tardía en la condición de recuperación exitosa en comparación con la categoría TOT sugiere en esta última categoría un déficit de transmisión desde los nodos léxicos hacia los fonológicos.

b) Por lo que respecta a los **modelos inferenciales**, estos mantienen que los estados TOT reflejan los propios juicios de las personas sobre su conocimiento, es decir aspectos relacionados con la metamemoria o metacognición, más que los contenidos reales de la memoria (Schwartz, 1994). Dentro de estos modelos también se pueden diferenciar dos planteamientos. La *hipótesis de la señal de familiaridad* (Metcalf et al., 1993), según la cual las evaluaciones asociadas al fenómeno TOT se basan en cuánto de familiar es la palabra diana, prediciendo que cuanto más conocimiento se tiene de una cuestión en particular más probabilidad hay de experimentar un TOT. La *hipótesis del heurístico de accesibilidad* (Koriat, 1993) propone que los estados TOT están basados en la cantidad de información parcial relacionada con la palabra diana. En general, se acepta desde esta perspectiva que ambas hipótesis influyen la valoración de los estados TOT, siendo por tanto complementarias (Koriat & Levy-Sadot, 2001).

En definitiva, aunque se han encontrado algunos datos a favor de los modelos inferenciales (ver Schwartz, 2006), la *hipótesis del déficit de transmisión* es la que ha recibido mayor soporte empírico. No obstante, ambas teorías no son excluyentes, sino complementarias, reflejando dos procesos diferentes que tienen lugar durante los estados TOT.

3. Programación y ejecución motora

La programación motora hace referencia al proceso de preparación y ejecución del movimiento, entendiendo como preparación la especificación de los parámetros físicos del movimiento, el desarrollo de un plan motor y la determinación de qué parte del cuerpo se debe preparar para ejecutar el movimiento. Desde el punto de vista psicológico la preparación y ejecución motora hacen referencia a la organización y control del desarrollo de la conducta. Por lo general, el resultado final del procesamiento de la información es la ejecución de un movimiento, que puede ser desencadenado por algún tipo de estimulación externa o autoiniciada. No obstante, independientemente de esto, los movimientos voluntarios van dirigidos hacia un objetivo concreto, lo cual requiere del control perceptivo, es decir los movimientos han de ejecutarse teniendo en cuenta el entorno (Brunia & van Boxtel, 2000).

3.1. Estudios de localización cerebral

El sistema sensorio-motor (ver Figura 8), encargado de la programación motora, es un sistema distribuido en el cual participan muchas regiones cerebrales, tanto corticales como subcorticales. Está organizado en tres niveles: la médula espinal, el tronco del encéfalo y las áreas motoras de la corteza cerebral (ver Figura 5): el *córtex motor primario* (M1; AB 4), el *área premotora lateral* (*lateral premotor area* -LPA; AB 6- porción lateral) y el *área motora suplementaria* (*supplementary motor area* -SMA; AB 6- porción medial). Los tres niveles del sistema motor reciben información sensorial y están coordinados por dos estructuras: los ganglios basales y el cerebelo. Existe abundante evidencia obtenida a través de una variedad de técnicas, como *tomografía por emisión de positrones* (*positron emission tomographies* -PET), *estimulación magnética transcraneal*

(*transcranial magnetic stimulation* -TMC), fMRI, MEG, y estudios de lesiones, que demuestra la implicación de esta red neural durante la preparación y ejecución de los movimientos.

El *área motora suplementaria* -SMA- ha sido sin duda la región cerebral más estudiada en relación a la programación motora. Existen numerosos datos que apoyan una división de esta región en dos zonas funcionalmente diferentes: la región más anterior o pre-SMA y la región más caudal o SMA-propia (Cunnington, Windischberger, & Moser, 2005; Tremblay & Gracco, 2009). La pre-SMA está fuertemente interconectada con el córtex prefrontal y no tiene conexión directa con M1 (Wang, Isoda, Matsuzaka, Shima, & Tanji, 2005), mientras que el SMA-propia sí mantiene conexiones directas con M1 (Luppino, Matelli, Camarda, & Rizzolatti, 1993) y está organizada somatotópicamente (Chainay et al., 2004).

Estas diferencias en sus conexiones han llevado a un buen número de autores a proponer que el pre-SMA está especialmente involucrada en aspectos complejos y de alto nivel del control motor, como la planificación y selección de las respuestas, monitorización del conflicto y la toma de decisiones (Donohue, Wendelken, & Bunge, 2008; Jenkins, Jahanshahi, Jueptner, Passingham, & Brooks, 2000; Tremblay & Gracco, 2009), mientras que el SMA-propia parece más implicada en la ejecución motora (Alario, Chainay, Lehericy, & Cohen, 2006; Luppino & Rizzolatti, 2000).

Consistentemente con la implicación del pre-SMA en los aspectos cognitivos del control motor, los estudios de neuroimagen han observado una activación mayor y más temprana de esta región durante la selección de las respuestas motoras, siendo esta mayor ante la producción de movimientos auto-iniciados, guiados internamente, en comparación con los movimientos generados externamente o guiados por estimulación externa, tanto para los movimientos de las extremidades (Cunnington, Windischberger, Deecke, &

Moser, 2002; Cunnington, Windischberger, Robinson, & Moser, 2006; Gowen & Miall, 2007; Jenkins et al., 2000; Van Oostende, Van Hecke, Sunaert, Nuttin, & Marchal, 1997; Wiese et al., 2004) como para los movimientos relacionados con el habla o la producción del lenguaje (Alario et al., 2006; Etard et al., 2000; Kemeny et al., 2006; Tremblay & Gracco, 2006, 2010).

También se encuentra activación del pre-SMA en tareas en las que existe competición de respuestas (Fan et al., 2007), en tareas que requieren secuenciación de los movimientos (Gerloff, Corwell, Chen, Hallett, & Cohen, 1998), durante movimientos imaginados en ausencia de respuesta manifiesta (Cunnington et al., 2002) y durante la imitación y visualización de movimientos ejecutados por otros (Cunnington et al., 2006).

En los estudios mediante MEG se detecta por lo general una activación muy débil en esta región, debido probablemente a la cancelación de las corrientes tangenciales provenientes de ambos hemisferios (Cheyne & Weinberg, 1989; Gunji, Kakigi, & Hoshiyama, 2000). No obstante, Cheyne, Bakhtazad, y Gaetz (2006), encontraron una fuente de activación débil en la región más posterior del SMA en relación al campo magnético correspondiente al comienzo del movimiento.

Otra región fuertemente implicada en la programación motora es el *área premotora lateral* -LPA- (Richter, Anderson, Georgopoulos, & Kim, 1997). Algunos estudios han puesto de manifiesto que, a diferencia del pre-SMA, esta región juega un papel crítico en la preparación y ejecución de los movimientos guiados por estímulos externos (Goldberg, 1985; Halsband & Freund, 1990). No obstante, los datos en los que se basa esta afirmación no resultan tan robustos como para la implicación del SMA en los movimientos auto-iniciados. Diversos estudios también hacen una distinción del LPA en dos regiones funcionalmente distintas (Barbas & Pandya, 1987), una región ventral y una región dorsal.

Las porciones rostrales de ambas sub-regiones del LPA reciben información del córtex prefrontal, lo que sugiere que el LPA, como el pre-SMA, también participa en funciones motoras complejas, como en la selección de las respuestas tanto guiadas interna como externamente y en la secuenciación de los movimientos (Barbas & Pandya, 1987; Matelli, Camarda, Glickstein, & Rizzolatti, 1986). Las porciones más caudales están fuertemente interconectadas con el córtex parietal (ver Rizzolatti & Luppino, 2001 para una revisión) y proyectan directamente a M1. Esto parece implicar que estas partes más caudales están involucradas en la integración sensoriomotora o en la asociación estímulo-respuesta, por lo que mostrarían actividad importante durante los movimientos guiados externamente.

Parece, por tanto, que el LPA participa en la preparación de ambos tipos de movimientos, hipótesis apoyada por los resultados obtenidos en un gran número de estudios de localización cerebral tanto ante movimientos de las manos como articulatorios. De este modo, se ha encontrado activación del LPA durante la selección de las respuestas tanto voluntarias como guiadas por estimulación externa (Tremblay & Gracco, 2006, 2010) y también en tareas que requieren movimientos secuenciales o complejos (Haaland, Elsinger, Mayer, Durgerian, & Rao, 2004; Van Oostende et al., 1997).

Por lo que respecta al área M1, cabe señalar que muestra activación importante cerca del momento de la ejecución del movimiento, bien sea de las extremidades (Cunnington et al., 2002; Cunnington, Windischberger, Deecke, & Moser, 2003; Cheyne et al., 2006; Richter et al., 1997; Van Oostende et al., 1997; Wiese et al., 2004; Zang et al., 2003) o del habla (Kemeny et al., 2006; Loucks, Poletto, Simonyan, Reynolds, & Ludlow, 2007; Saarinen, Laaksonen, Parviainen, & Salmelin, 2006; Salmelin & Sams,

2002; Shuster & Lemieux, 2005; Terao et al., 2001), respondiendo a la organización somatotópica del córtex motor.

En el caso de los movimientos manuales, la mayor actividad de M1 se localiza sobre el hemisferio contralateral a la mano que ejecuta la respuesta (Shibasaki et al., 1993), aunque también se ha encontrado cierta activación en el hemisferio ipsilateral (Cheyne et al., 2006; Toma et al., 2002). En el caso de los movimientos articulatorios, existe cierta polémica acerca de si el hemisferio izquierdo, que se considera esencial durante el lenguaje (Penfield & Roberts, 1959), muestra un patrón de activación predominante. En el caso del lenguaje receptivo sí se encuentra este patrón con una gran variedad de paradigmas y de técnicas de localización cerebral (Hunter et al., 1999). No obstante, esta lateralización no resulta tan evidente en el caso de la producción del habla, ya que el control de los músculos faciales es principalmente bilateral. Aunque existe algún trabajo en el que se ha observado una predominancia izquierda durante la generación de palabras (Brown, Martínez, & Parsons, 2006; Loucks et al., 2007), la activación de M1 durante la producción de movimientos articulatorios es generalmente bilateral (Gunji et al., 2000; Kemeny et al., 2006; Murtha, Chertkow, Beauregard, & Evans, 1999; Terao et al., 2001). Existen, además, algunos datos a favor de la participación de M1 ya durante la preparación y planificación del movimiento, sobre todo durante movimientos complejos (Gerloff et al., 1998; Richter et al., 1997; Zang et al., 2003).

Además de la activación de estas áreas puramente motoras, existen otras regiones cerebrales que participan en la programación motora. El córtex prefrontal ha sido relacionado con la selección de las respuestas, tanto en tareas que requieren movimientos de las manos (Jenkins et al., 2000; Schumacher, Cole, & D'Esposito, 2007) como en tareas que requieren articulación de palabras (Alario et al., 2006; Crosson et al., 2001;

Tremblay & Gracco, 2010). Además, en el caso de los movimientos relacionados con el habla se ha observado mayor activación en la región dorsolateral del córtex prefrontal cuando se compara la generación espontánea con la lectura o la repetición de palabras (Rowe, Toni, Josephs, Frackowiak, & Passingham, 2000).

Otra región frontal que muestra activación importante durante los movimientos relacionados con la producción del lenguaje, es el córtex frontal inferior (predominantemente izquierdo incluyendo por tanto el área de Broca) que se ha relacionado con el procesamiento fonológico y la generación de palabras (Alario et al., 2006; Crosson et al., 2001; Etard et al., 2000; Kemeny et al., 2006; Tremblay & Gracco, 2006, 2010).

También se ha encontrado activación del cíngulo anterior, incluso con anterioridad a la del SMA, durante las etapas iniciales de la preparación, tanto si el movimiento es generado interna como externamente, en tareas que requieren movimientos manuales (Cunnington et al., 2002, 2003; Van Oostende et al., 1997) y verbales (Fu et al., 2002).

Diferentes regiones del lóbulo parietal también parecen activarse durante la programación motora. Así, el córtex parietal inferior izquierdo muestra activación durante el periodo de preparación (Cheyne et al., 2006; Shuster & Lemieux, 2005). El córtex parietal superior se ha relacionado con la planificación, especialmente con la selección de las respuestas cuando el movimiento depende de estímulos externos (Cunnington et al., 2002; Van Oostende et al., 1997). Además, el córtex somatosensorial ha mostrado activación tras el comienzo del movimiento en varios estudios con MEG (Cheyne et al., 2006; Nagamine, Kajola, Salmelin, Shibasaki, & Hari, 1996; Salmelin, Forss, Knuutila, & Hari, 1995) y con otras técnicas de neuroimagen funcional (Shibasaki et al., 1993; Toma et al., 2002).

3.2. Estudios electrofisiológicos

El primer estudio electrofisiológico de actividad anticipatoria cerebral fue realizado por Walter, Cooper, Aldridge, McCallum, y Winter (1964). Estos autores describieron la CNV, negatividad sostenida que se registraba durante el intervalo de 1 segundo entre un estímulo de aviso (E1) y un estímulo imperativo (E2), ante el cual los participantes tenían que dar una respuesta motora.

Un año después, Kornhuber y Deecke (1965) comenzaron a estudiar la actividad eléctrica cerebral que acompaña a los movimientos voluntarios de las extremidades. En su estudio pionero pedían a los sujetos que apretaran un botón con el dedo índice al ritmo que ellos se impusieran, mientras registraban la actividad electroencefalográfica (EEG). Analizaron la actividad eléctrica que precedía a la respuesta motora, lo que les permitió estudiar la preparación de los movimientos voluntarios. Los autores encontraron una onda lenta negativa que empezaba alrededor de entre uno y dos segundos previos al comienzo de la actividad electromiográfica (EMG) de los músculos responsables del movimiento, a la que denominaron *bereitschaftspotential* (BP), o *potencial de preparación* (más conocido en su denominación en inglés como *readiness potencial* -RP-). El BP o RP precede a los movimientos de cualquier parte del cuerpo: extremidades (Castro, Díaz, & van Boxtel, 2005, 2007; Deecke, Eisinger, & Kornhuber, 1980; Deecke, Grözing, & Kornhuber, 1976; Deecke & Kornhuber, 1977; Kornhuber & Deecke, 1965; Shibasaki, Barrett, Hallyday, & Hallyday, 1980), boca (Wohlert, 1993; Wohlert & Larson, 1991), lengua (Ikeda et al., 1995; Satow et al., 2004), mandíbula (Yoshida et al., 2000), y también a los movimientos asociados al habla (Brooker & Donald, 1980; Deecke, Engel, Lang, & Kornhuber, 1986; Grözing, Kornhuber, & Kriebel, 1975, 1977, 1979; Grözing, Kornhuber, Kriebel, Szirtes, & Westphal, 1980; Wohlert, 1993).

Kornhuber y Deecke (1965) también registraron un amplio complejo positivo que seguía a la ejecución del movimiento al que llamaron *potencial reaferente* (*reafferent potential*-RAP-). En estudios posteriores se describieron dos componentes más que tenían lugar inmediatamente antes del comienzo del movimiento, la *positividad premotora* (*premotion positivity*-PMP-) y el *potencial motor* (*motor potential*-MP-) (Deecke, Scheid, & Kornhuber, 1969). A este conjunto de potenciales (RP, PMP, MP y RAP) se le ha denominado *potenciales cerebrales relacionados con el movimiento* (*movement related cortical potentials*-MRCPs). En la Figura 8 se puede ver una representación de un trazado tipo de MRCPs.

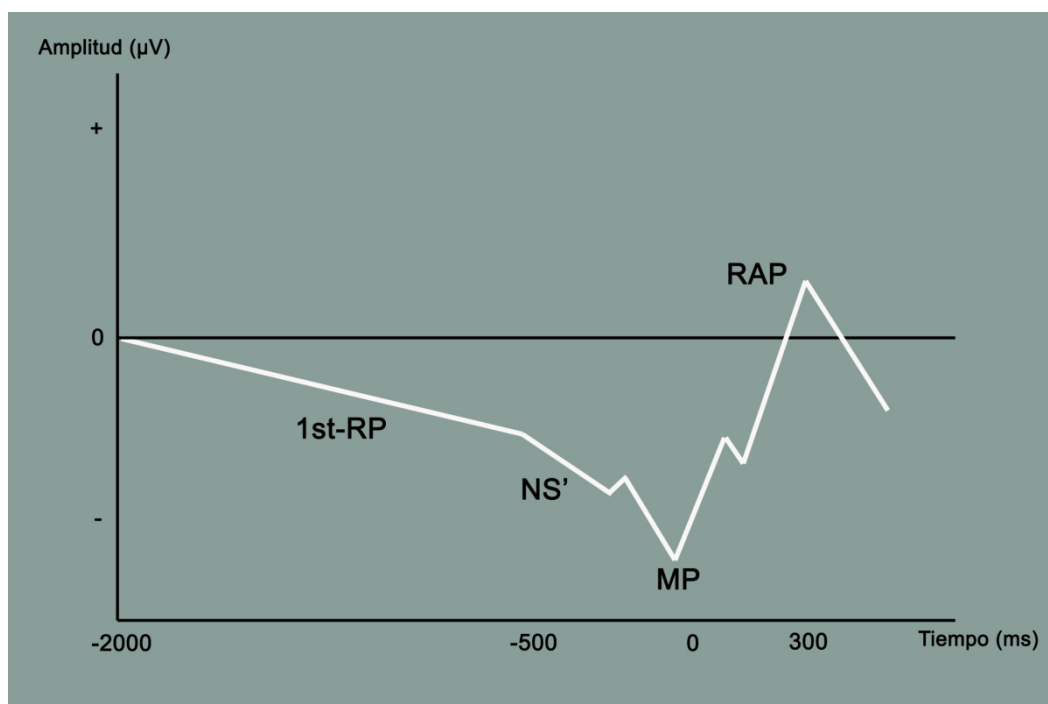


Figura 8. Representación esquemática de un trazado tipo de MRCPs

3.2.1. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento de las manos

El RP ante los movimientos manuales comienza entre 1 y 2 segundos previos a la respuesta motora. En el electrodo de vértex (Cz) empieza alrededor de 500 ms antes que en electrodos frontales o parietales (Deecke, 1987). Su amplitud está en relación directa con el momento de su inicio, siendo más pronunciada cuanto más temprano es su comienzo (Deecke et al., 1976). Se manifiesta como una onda negativa, lenta y creciente, distribuida bilateralmente y con máxima amplitud en la región centro-parietal medial (Cz y Pz), que desde electrodos frontales se puede registrar como una positividad de pequeña amplitud (Bötzel, Ecker, & Schulze, 1997; Deecke et al., 1969). Alrededor de 500 ms antes del movimiento, el RP incrementa repentinamente su gradiente y pasa a tener una preponderancia contralateral en el caso de los movimientos manuales (Brunia, 1980; Kornhuber & Deecke, 1965; Kutas & Donchin, 1980). Por este motivo, diversos autores han propuesto estas dos partes del RP como componentes independientes con generadores neurales diferentes (ver Brunia & van Boxtel, 2000). Esta última parte lateralizada del RP es lo que Shibasaki et al. (1980) denominaron *tendencia negativa* (*negative slope-NS'*). Por este motivo a partir de ahora nos referiremos a la parte simétrica del RP como *primer componente del RP* (1er-RP) y a la parte lateralizada como NS'.

La latencia de inicio del 1er-RP, y por extensión su amplitud, se ven influenciados por varios factores. Parece verse afectado por la rapidez a la que se ejecutan los movimientos, siendo de menor amplitud a tasas elevadas de movimientos sucesivos (Becker, Iwase, Jürgens, & Kornhuber, 1976; Kornhuber & Deecke, 1965). Existen estudios que encuentran mayor amplitud de este componente cuanto mayor es la fuerza con la que se ejecutan los movimientos (Becker & Kristeva, 1980; Kutas & Donchin, 1974), sin embargo, la evidencia sobre la influencia de los factores cognitivos y

psicológicos sobre esta parte temprana del RP es más robusta. Kornhuber y Deecke (1965) observaron que su amplitud aumentaba en relación al compromiso intelectual de los participantes en la tarea y disminuía con la indiferencia mental por parte de los mismos.

El efecto de la consciencia sobre el RP también ha sido tema de debate en la literatura. Así, a partir del estudio pionero de Libet, Wright, y Gleason (1982), se puso de manifiesto que los juicios de intención de moverse hechos por los participantes en su estudio tenían lugar en torno a los 270 ms previos al movimiento, coincidiendo con la segunda parte del RP. A partir de este resultado, Libet concluyó que la parte temprana del RP era un mecanismo inconsciente de preparación general que tiene lugar antes de tener consciencia de la intención para actuar (ver Libet, 2003 para una revisión). No obstante, estudios posteriores han concluido que el RP tiene más que ver con el plan motor específico que se va a realizar que con un estado preparatorio general e inconsciente para actuar (Haggard & Eimer, 1999), y que además en ciertas ocasiones presenta cierto grado de contralateralidad (Kutas & Donchin, 1980; Shibasaki & Hallett, 2006).

La atención dividida disminuye la amplitud del 1er-RP (Vaez-Mousavi & Barry, 1993), mientras que la carga mental que supone la tarea da lugar a un incremento de la misma (Freude, Ullsperger, Kruger, & Pietschmann, 1988). Uno de los aspectos más estudiados en torno al 1er-RP es el modo de seleccionar el movimiento. Por lo general, se ha encontrado una mayor amplitud para los movimientos seleccionados libremente que para los movimientos repetitivos fijos (Dirnberger, Fickel, Lindinger, Lang, & Jahanshahi, 1998; Dirnberger, Reumann, Endl, Lindinger, Lang, & Rothwell, 2000; Praamstra, Cools, Stegeman, & Horstink, 1996) o para los movimientos guiados por estimulación externa (Jahanshahi et al., 1995; Keller, et al., 2006; Waszak et al., 2005).

El estudio de los generadores neurales del 1er-RP ha sido uno de los aspectos que más investigación ha generado. El hecho de que el 1er-RP tenga un comienzo más temprano y mayor amplitud en Cz, ha llevado a afirmar que este componente es un índice del funcionamiento del SMA y de que la activación de esta área precede a la de M1 (Deecke, 1987; Deecke & Kornhuber, 1978). Goldberg (1985) sugirió que este componente es generado por la actividad del bucle dependiente de los ganglios basales, del que forma parte el SMA. Una evidencia para esta hipótesis proviene de los estudios con pacientes de Parkinson, enfermedad que se caracteriza por una degeneración de los ganglios basales, en los que se ha encontrado un 1er-RP anormalmente pequeño (Deecke & Kornhuber, 1978; Dick et al., 1989). Wiese et al. (2004) a partir de un estudio con personas con lesiones agudas en el córtex prefrontal encontraron una reducción importante en la amplitud del 1er-RP, lo que atribuyeron a un déficit de transmisión neuronal desde el córtex prefrontal hacia el pre-SMA. A pesar de todo, esta parte del RP no parece estar generada exclusivamente por el SMA, ya que Ikeda et al. (1994) evaluaron un paciente con una lesión cerebelar en el que este componente estaba completamente ausente, y algunos estudios intracraneales han registrado este componente desde estructuras subcorticales como el tálamo y/o los ganglios basales (Rector, 2003)

La mayoría de los modelos dipolares realizados sobre el 1er-RP encuentran actividad temprana en el SMA y en áreas cinguladas (Praamstra, Stegeman, Horstink, & Cools, 1996; Leuthold & Jentzsch, 2001; Tarkka, 1994). Praamstra, Stegeman et al. (1996) mostraron además que el dipolo correspondiente a la SMA era el único que estaba afectado por el modo de seleccionar los movimientos, siendo su activación más potente en el caso de los movimientos seleccionados libremente. Ball et al. (1999) llevaron a cabo un estudio en el que integraron los datos de registros EEG con imágenes de fMRI, y observaron activación importante durante el periodo correspondiente al 1er-RP en el

SMA, en áreas cinguladas y en el córtex parietal inferior. Toma et al. (2002), utilizando un procedimiento similar, encontraron que las principales fuentes del 1er-RP provenían de la cima del giro precentral. Estos hallazgos están en concordancia con los resultados obtenidos en registros intracraneales (Ikeda & Shibasaki, 2003).

No todos los investigadores reconocen la *tendencia negativa* -NS'- como un componente separado del RP (Deecke et al., 1986; Kornhuber & Deecke, 1965). Sin embargo, sus características electrofisiológicas (amplitud y distribución topográfica) son muy diferentes a las del 1er-RP. NS' supone un aumento abrupto de la pendiente negativa alrededor de los 400 ms previos al movimiento, con máxima amplitud sobre el área central contralateral al movimiento (Shibasaki et al., 1980). A diferencia de la parte temprana del RP, las características físicas del movimiento ejercen una gran influencia sobre los parámetros de la NS'. Así, la fuerza con la que se ejecutan los movimientos da lugar a un aumento de la amplitud durante la última parte de la NS' (Sloubonov, Hallett, & Newell, 2004) y los actos motores complejos son precedidos por una NS' de mayor amplitud que los que preceden a movimientos simples (Benecke, Dick, Rothwell, Day, & Marsden, 1985; Kitamura, Shibasaki, Takagi, Nabeshima, & Yamaguchi, 1993; Simonetta, Clanel, & Rascol, 1991).

Existe evidencia sustancial que apoya que los generadores neurales de la NS' son diferentes a los del 1er-RP (ver Brunia & van Boxtel, 2000). La predominancia contralateral de este componente puede ser explicada por la organización anatómica de M1: la orientación de las columnas celulares es tal que su actividad puede ser más fácilmente registrada por un electrodo situado en el hemisferio contralateral en el caso de las manos, debido a que el área de la mano está situada en la cima de la circunvolución precentral. Esta interpretación ha sido confirmada mediante estimación de dipolos (Böcker et al., 1994a) y a través de MEG (Hari et al., 1983).

Las fuentes generadoras de la NS' podrían estar situadas, por lo tanto, en M1, existiendo datos que apoyan esta teoría tanto en primates (Yazawa et al., 2000) como en humanos (Cheyne et al., 2006; Praamstra, Stegeman et al., 1996; Tarkka, 1994; Toma et al., 2002). No obstante, es posible que otras estructuras tanto corticales como subcorticales estén también implicadas en su generación. A nivel cortical existen datos que encuentran actividad significativa en el LPA asociada a este componente (Leuthold & Jentzsch, 2001). A nivel subcortical, parece que el núcleo dentado es esencial (Ikeda et al., 1994; Shibasaki, Barrett, Neshige, Hirata, & Tomoda, 1986), lo que indica que el bucle cerebelo-tálamo-cortical es necesario para que se produzca esta parte del RP. En el modelo propuesto por Goldberg (1985), este bucle pertenece a la parte lateral del sistema motor, parte que se piensa tiene que ver con los ajustes de los parámetros de la estrategia motora seleccionada por el sistema medial.

La distribución asimétrica de la NS' ha sido estudiada a través del *potencial de preparación lateralizado* (*lateralized readiness potential* -LRP¹¹-). Kutas y Donchin (1974) mostraron que la parte lateralizada del RP podía ser medida después de un estímulo imperativo que demandaba una respuesta tanto con la mano derecha como con la izquierda, sugiriendo que la diferencia entre las dos manos podía ser usada como un índice simultáneo del grado de preparación motora en tareas de TR. Esta idea fue retomada por de Jong, Wierda, Mulder, y Mulder (1988) y por Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, y Donchin (1988) y ha sido frecuentemente utilizada para determinar la cantidad de preparación motora específica de un lado del cuerpo con respecto al otro. De Jong et al. denominaron a esta medida *asimetría motora corregida* con el fin de evitar cualquier

¹¹ Existen dos métodos para calcular el LRP: el de doble sustracción (De Jong et al., 1988) y el del promediado (Gratton et al., 1988). Ambos métodos son computacionalmente equivalentes. En líneas generales ambos procedimientos lo que hacen es restar la actividad registrada en un electrodo central a la actividad registrada en el electrodo central contralateral para los movimientos de ambas manos por separado, y en segundo lugar sustraer o promediar (dependiendo del método utilizado) la lateralización para cada una de las manos. De esta manera, se elimina cualquier tipo de asimetría del PP que no esté relacionado con el lado del cuerpo con el que se realiza el movimiento (ver Brunia & van Boxtel, 2000).

tipo de confusión con la parte lateralizada del RP o NS', mientras que el grupo de Gratton la denominó LRP, siendo la que normalmente se utiliza hoy en día.

EL LRP parece ser un índice motor más específico de la preparación del movimiento que el RP (Coles, 1989; Eimer, 1998). Este componente puede ser calculado en sincronía con el estímulo (s-LRP) o con la respuesta (r-LRP), ofreciendo así información diferente pero complementaria sobre la cronometría de los procesos cognitivos y motores. Así, la latencia de inicio del s-LRP se relaciona con los procesos cognitivos que tienen lugar con anterioridad a la selección de la respuesta, y es por tanto considerado como un índice de cuando se selecciona la respuesta (Kolev et al., 2006; Praamstra et al., 1999), mientras que el comienzo del r-LRP refleja la duración de los procesos que tienen lugar desde la selección de la respuesta hasta la ejecución del movimiento, tomándose pues como índice de la preparación efectiva del movimiento (Van der Lubbe & Verleger, 2002). Su amplitud se relaciona con la cantidad de preparación específica de una u otra mano.

Esta aplicación de los MRCPs ha sido utilizada en multitud de paradigmas experimentales para intentar responder a muchos interrogantes, no sólo en relación con los procesos motores sino también cognitivos. Ha sido muy utilizado para estudiar la cronometría mental del procesamiento de la información, ya que aporta información sobre los procesos encubiertos que tienen lugar durante la selección de las respuestas en tareas donde los movimientos son guiados por estimulación externa, lo que posibilita el estudio de la relación temporal entre el sistema de evaluación de los estímulos y el de activación motora. También se ha empleado para estudiar la percepción subliminal y el aprendizaje implícito (Eimer, 1999). El LRP se observa incluso cuando el movimiento es tan sólo imaginado, evidenciando la participación de M1 durante la imaginación de los movimientos (Carrillo-de-la-Peña, Galdo-Álvarez, & Lastra-Barreira, 2008; Carrillo-de-

la-Peña, Lastra-Barreira, & Galdo-Álvarez, 2006; Galdo-Álvarez & Carrillo-de-la-Peña, 2004).

El siguiente componente de los MRCPs es la PMP (Deecke et al., 1969). Deecke et al. (1976) propusieron que esta positividad reflejaba la iniciación del movimiento debido a su distribución bilateral sobre el lóbulo parietal. Presenta su máxima amplitud en Pz o Cz y comienza en torno a los 50-90 ms previos al movimiento. No existen datos disponibles de estudios con animales sobre sus posibles generadores neurales y los modelos espaciotemporales de dipolos en humanos no han conseguido establecer un modelo fiable, además no se ha conseguido registrar este componente en registros intracraneales (Ikeda & Shibasaki, 1992). Es posible por tanto, que la PMP sea tan solo un epifenómeno que refleje la transición entre dos ondas negativas, la NS' y el MP, y que por lo tanto no constituya un componente real.

El MP es el último componente que aparece antes del movimiento, con un inicio entre los 10 y los 50 ms previos al comienzo de la actividad muscular. Existe cierta confusión con respecto a si el MP precede o sigue al movimiento, ya que ocurre inmediatamente antes del pico máximo de la actividad EMG, pero un poco después del comienzo dicha actividad (Shibasaki et al., 1980). Es una onda negativa con su máximo sobre localizaciones precentrales contralaterales a los movimientos de las manos. Existen estudios que han informado de una mayor amplitud del MP para movimientos lentos y continuos que para movimientos balísticos (Grünewald & Grünewald-Zuberbier, 1983). También se han encontrado incrementos en su amplitud cuando se impone una carga inerte al efector del movimiento o cuando aumenta la amplitud del propio movimiento (Kirsch & Hennighausen, 2010). Otras variables como la velocidad (Cooper, McCallum, & Cornthwaite, 1989) o la fuerza (Slobounov, Ray, & Simon, 1998) con la que se ejecutan los movimientos también tienen efecto sobre este componente.

Mediante estudios de registro intracorticales en monos, Arezzo y Vaughan (1980) mostraron que la fuente neural del MP estaba situada en la capa quinta de M1. Esta localización ha sido confirmada en varios estudios de estimación de dipolos (Praagstra, Stegeman et al., 1996; Tarkka, 1994; Toma et al., 2002). Caldara et al. (2004), utilizando una solución distribuida de fuentes sobre la actividad EEG, encontraron activación de M1 contralateral al movimiento, tanto para movimientos imaginados como reales, durante el MP. El campo magnético correspondiente al MP es explicado por dipolos bilaterales en M1, con preponderancia del hemisferio contralateral (Salmelin et al., 1995). Todos estos hallazgos confirman la interpretación inicial dada por Kornhuber y Deecke (1965), según la cual el MP reflejaba la actividad corticoespinal que inicia la actividad motora.

El componente denominado *potencial reaferente* (*reafferent potential* -RAP-) fue descrito por primera vez por Kornhuber y Deecke (1965) como una onda de polaridad positiva que aparece aproximadamente 300 ms después del pico de la actividad EMG. Kornhuber y Deecke (1965) y Vaughan, Costa, y Ritter (1968) informaron en su momento de una preponderancia contralateral al movimiento en este componente y de su semejanza con el potencial evocado tardío somatosensorial. Este componente aparece después de movimientos tanto activos como pasivos, por lo que podría tratarse de un correlato de la información somatosensorial que llega a la corteza cerebral (Bötzel et al., 1997). Representaría, pues, la actividad resultante de la retroalimentación cinestésica (impulsos propioceptivos y somatosensoriales) que tiene lugar tras el movimiento (Deecke et al., 1969; Vaughan et al., 1968). No obstante, el componente RAP puede ser considerado como un complejo de componentes más que como un componente individual, ya que Shibasaki et al. (1980) encontraron varias ondas tras la respuesta motora: N+50, pico negativo localizado en la región frontal, llamado fpMP (*final part of MP*) por Tarkka y Hallett (1990); P+90, positividad predominante sobre la región parietal

contralateral al movimiento; N+160 también localizado en la región parietal contralateral; y P+300, que sería el componente que recogieron Kornhuber y Deecke en su estudio pionero.

3.2.2. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento y la producción del lenguaje

La utilidad del LRP para evaluar el curso temporal de las fases implicadas en la producción del lenguaje, fue descubierta por Van Turennout, Hagoort, y Brown (1997) en un trabajo pionero, con el que pretendían estudiar la adecuación de los modelos de producción del lenguaje, y comprobar si el acceso a información semántica y fonológica tenía lugar en diferentes momentos temporales (modelos seriales) o en paralelo (modelos interactivos). La premisa de la que partieron estos autores, fue que este componente puede desarrollarse a partir de información parcial sobre el estímulo y en ausencia de una respuesta motora manifiesta y, por lo tanto, esta información parcial puede ser usada para seleccionar y preparar la respuesta antes de identificar completamente el estímulo. Los autores emplearon una tarea de denominación de fotografías de objetos y animales, junto con una tarea de clasificación, en la que los participantes debían clasificar las imágenes de acuerdo con una dimensión semántica (imagen animada o inanimada) o fonológica (última letra del nombre), pulsando un botón con la mano derecha (animada/acabada en /n/) o izquierda (inanimada/acabada en /s/). Además de esta respuesta de clasificación, los participantes debían realizar simultáneamente una tarea go/no-go, determinada asimismo por una decisión semántica o fonológica.

En el referido estudio se realizaron dos experimentos. En el primero de ellos la respuesta motora manual estaba determinada por información semántica (mano derecha si era un animal, mano izquierda si era un objeto) y la tarea go/no-go determinada por

información fonológica (responder si el nombre acababa en /n/ y no responder si acababa en /s/). El segundo experimento era igual pero con las instrucciones invertidas; es decir, la respuesta de clasificación basada en la dimensión fonológica y la tarea de responder o no responder basada en la dimensión semántica. Encontraron que tanto en los ensayos go como en los no-go aparecía el LRP cuando la respuesta motora estaba determinada por información semántica y la decisión go/no-go determinada por información fonológica (experimento 1), pero esto no sucedía cuando la tarea era a la inversa. Estos resultados fueron interpretados como evidencia de que la información semántica estaba disponible antes que la información fonológica del nombre, lo cual proporcionaba evidencia a favor de los modelos seriales en el acceso al léxico.

Posteriormente, Van Turenout, Hagoort, y Brown (1999) demostraron con el mismo paradigma que la información sintáctica también era recuperada antes que la información fonológica. Estos resultados fueron replicados en varios estudios posteriores (Müller & Hagoort, 2006; Schmitt et al., 2000, 2001; Zhang & Yang, 2007).

Abdel-Rahman, Sommer, y Schweinberger (2002) emplearon el paradigma de Van Turenout et al. (1997) para evaluar el curso temporal del acceso a información biográfica y a los nombres de las personas. El objetivo principal de este trabajo fue evaluar por qué la recuperación de información biográfica sobre las personas resulta más fácil y más rápida que la recuperación de los nombres propios de las mismas. Presentaron a los participantes fotografías de políticos conocidos de diferentes nacionalidades ante las cuales tenían que pulsar un botón con la mano derecha o izquierda en función de una clasificación semántica, la cual podía ser fácil (nacionalidad) o difícil (partido político). Además debían realizar una tarea go/no-go determinada por atributos fonológicos (letra inicial del nombre).

Los modelos seriales predicen que ante la clasificación semántica difícil los RTs y el intervalo entre el estímulo y el comienzo del s-LRP serán mayores que ante la clasificación fácil, mientras que no predicen ningún efecto de la complejidad de la clasificación sobre el r-LRP, ya que es independiente de la duración de los procesos previos a la respuesta motora. No obstante, los modelos interactivos sí predicen un efecto de la dificultad de la clasificación sobre el r-LRP: el intervalo entre su comienzo y la respuesta será menor a mayor dificultad de la clasificación. Los modelos IAC también anticipan que en ensayos no-go el s-LRP para la clasificación difícil disminuirá o desaparecerá, ya que éste sólo tendrá lugar cuando la clasificación semántica ocurra notablemente antes que la decisión de responder. Los resultados obtenidos concordaron con las predicciones de los modelos que proponen un acceso en paralelo e independiente a la información semántica y al nombre. En estudios posteriores, Abdel-Rahman y Sommer (2003) y Abdel-Rahman et al. (2003), aplicaron el mismo procedimiento en una tarea de denominación de animales y encontraron los mismos resultados, apoyando por tanto la idoneidad de los modelos que postulan un acceso en paralelo para la producción del lenguaje en general y no sólo en el procesamiento de caras.

3.2.3. Potenciales cerebrales relacionados con el movimiento articulatorio

El estudio de los MRCPs en relación con los movimientos articulatorios y relacionados con el habla se encuentra mucho menos desarrollada que en relación a las extremidades. Ertl y Schafer (1967) llevaron a cabo el primer trabajo en el que se registró la actividad EEG sobre la región rolándica izquierda mientras los sujetos repetían una palabra de una sílaba a su propio ritmo. Encontraron un pico positivo entre los 70 y los 170 ms y un pico negativo alrededor de los 10-50 ms previos a la vocalización. En un trabajo posterior, Ertl y Schafer (1969) concluyeron que estas deflexiones podían tratarse de potenciales

miogénicos producidos por la actividad EMG de los labios, dudando pues del origen cortical de los potenciales encontrados.

Posteriormente, McAdam y Whitaker (1971) registraron por primera vez el RP que precedía a la articulación de palabras. En este trabajo los participantes debían producir cuatro tipos diferentes de respuestas a un ritmo auto-determinado: producir palabras o hacer gestos de toser o de escupir. En la condición de producción de palabras se observó una negatividad de mayor amplitud sobre áreas frontales inferiores y precentrales izquierdas que sobre sus homólogas derechas, mientras que para las condiciones que no implicaban vocalización no se encontró esta diferencia. Teniendo en cuenta que estas localizaciones se corresponderían con el área de Broca, McAdam y Whitaker interpretaron estos resultados como evidencia de la dominancia del hemisferio izquierdo en la producción del lenguaje. Este estudio ha recibido sin embargo muchas críticas debido a que no se tuvo en cuenta la posibilidad de que el RP que precede al habla pudiera estar afectado por artefactos causados por el movimiento de estructuras fonadoras muy cercanas al cráneo. Así, algunos trabajos posteriores concluyeron que los MRCPs durante la vocalización no podían ser estudiados puesto que estaban altamente contaminados por la actividad de otros tipos de actividad electrofisiológica, como potenciales glosoquinéticos o actividad EMG de los músculos que participan en la articulación (Grabow & Elliot, 1974; Szirtes & Vaughan, 1977).

No obstante, la mayoría de los estudios en los que existió un estricto control de los artefactos y una sistematización en los análisis, encontraron que los MRCPs durante la articulación tenían un claro origen cortical (Brooker & Donald, 1980; Grözinger et al., 1975, 1977, 1979, 1980; Levy, 1977; Morrell & Huntington, 1972).

Un aspecto de gran relevancia que surgió a partir del estudio de McAdam y Whitaker (1971) es la posibilidad de que el RP durante la articulación se encuentre

lateralizado en el hemisferio dominante, de acuerdo con la superioridad establecida de este hemisferio en el lenguaje. Aunque existen algunos estudios que no han encontrado apoyo a la hipótesis de la lateralización del RP durante los movimientos articulatorios (Brooker & Donald, 1980; Deecke et al., 1986; Wohler, 1993; Wohler & Larson, 1991), aquellos que han utilizado patrones articulatorios complejos, en lugar de movimientos muy simples y repetitivos, sí encuentran lateralización (Grözing et al., 1975, 1977; Levy, 1977). Levy (1977) encontró trazados de mayor amplitud sobre el hemisferio izquierdo en una amplia variedad de movimientos articulatorios complejos independientemente de su naturaleza lingüística. Concluyó que las articulaciones secuenciales eran suficientes para generar reflejos bioeléctricos de dominancia hemisférica y que, por lo tanto, el área de Broca participaba en la iniciación y secuenciación de los movimientos articulatorios, aunque no estuvieran relacionados con el lenguaje.

En un estudio reciente, McArdle, Mari, Pursley, Schulz, y Braun (2009) analizaron los efectos del acceso al léxico y de la complejidad fonológica de las verbalizaciones sobre el RP. Encontraron una mayor amplitud del RP en localizaciones fronto-centrales de la línea media (FCz) durante los movimientos articulatorios de mayor complejidad fonológica (tarea de fluencia verbal y tarea de leer) que en el vértex, mientras que los movimientos simples resultaron en una mayor amplitud sobre Cz. Los autores atribuyeron esta diferencia a la participación de la pre-SMA durante la articulación de patrones fonológicos complejos. También pusieron de manifiesto que el RP, en las condiciones que requerían acceso al léxico para seleccionar una palabra (tarea de fluencia verbal), presentaba mayores amplitudes que en las que requerían un movimiento articulatorio simple o en las que la complejidad articulatoria era similar pero no requería acceso al léxico (tarea de leer). Además, en comparación con la tarea de leer,

en la condición de acceso al léxico encontraron mayores amplitudes en el hemisferio izquierdo que en el derecho. A partir de estos resultados, concluyeron que el RP presenta predominancia izquierda durante la articulación cuando es necesaria una búsqueda y selección léxica.

Con respecto a los generadores neurales del RP durante la articulación, la mayoría de los estudios encuentran mayor amplitud del RP en el vértex, lo que llevó a proponer que el RP asociado al habla era generado por el SMA, al igual que los movimientos de las extremidades (Deecke et al., 1986; Grözinger et al., 1980). Wohler (1993) y Wohler y Larson (1991) encontraron que la amplitud del RP en Cz era mayor durante tareas orales que durante el movimiento de las manos, y mayor a su vez en movimientos orales que requerían producción del lenguaje que aquellos que no implicaban fonación. Interpretaron este resultado como la evidencia de que la amplitud del RP en Cz era sensible a la complejidad de la tarea y que reflejaba la actividad del SMA.

Existen pocos datos sobre el resto de MRCPs durante la articulación. Grözinger et al. (1975, 1977) identificaron la PMP y el MP durante la articulación y a diferencia del MP de las extremidades, este fue bilateral. No obstante, Deecke et al. (1986) encontraron un componente tardío, con un comienzo sobre los 100 ms previos a la respuesta articulatoria, lateralizado a la izquierda. Gunji et al. (2000) estudiaron los campos magnéticos asociados a la vocalización durante los 150 ms previos y posteriores a la respuesta verbal. Los dipolos previos al movimiento se situaron en las áreas motoras de los aparatos fonadores en ambos hemisferios. Justo tras el movimiento encontraron activación en el córtex auditivo bilateral, que según los autores era debido a la respuesta del sistema auditivo ante la propia voz. Tarkka (2001) estudió la NS' y el MP comparando la producción de un fonema con hacer un gesto de besar. La amplitud de estos componentes fue similar en ambas condiciones. No obstante, el MP en la tarea oral

simple comenzó al mismo tiempo en ambos hemisferios, mientras que en la tarea verbal comenzó antes y tuvo mayor amplitud en el hemisferio izquierdo. El modelo dipolar realizado a partir del análisis de fuentes cerebrales dio lugar a siete dipolos en la tarea no verbal y ocho dipolos en la tarea verbal. Los dipolos comunes a ambas tareas se encontraron en el cerebelo, el tálamo, el SMA, áreas motoras primarias de la boca y áreas sensoriales primarias de la boca. El único dipolo diferente entre ambas condiciones y que sólo se encontró en la tarea verbal estaba situado en la región del giro precentral izquierdo, cercano a la corteza insular. En concordancia con estos resultados, Tarkka (2001) concluyó que el control motor para el lenguaje hablado es una función lateralizada en el hemisferio dominante.

En la Figura 9 se representan a modo de resumen las áreas cerebrales implicadas en la programación motora junto con los intervalos temporales y componentes de los MRCPs implicados en los diferentes procesos que tienen lugar durante la preparación y ejecución motora.

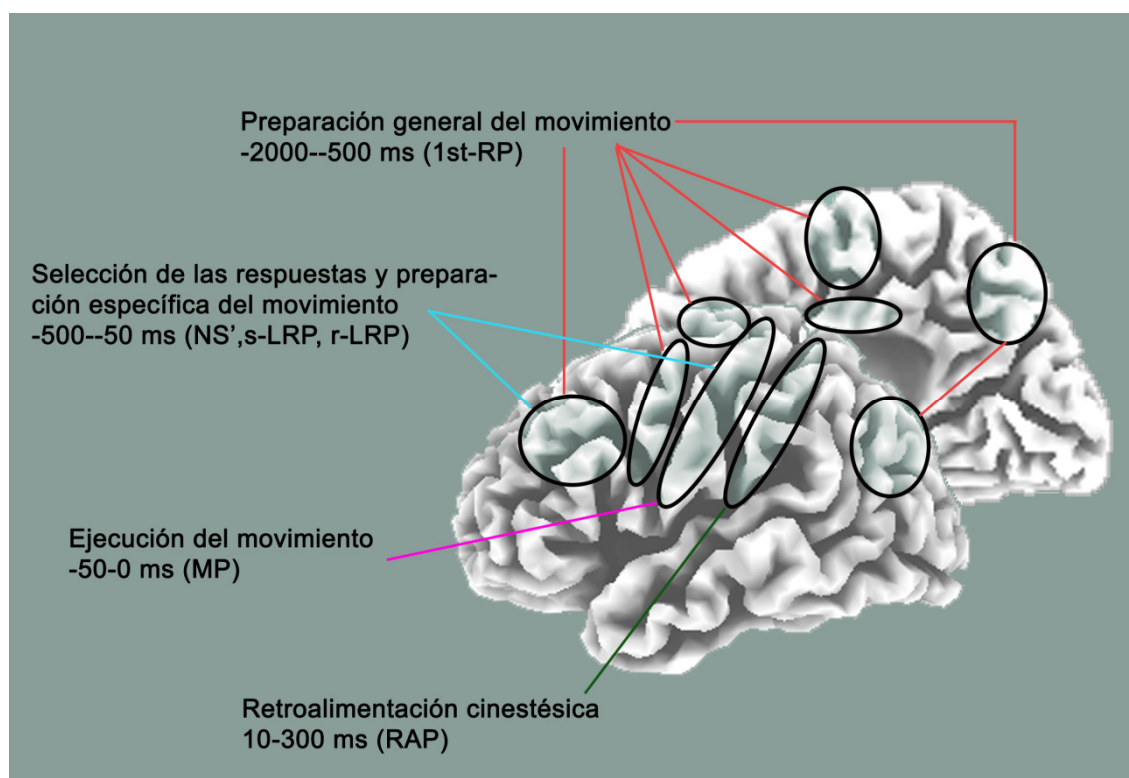


Figura 9. Programación motora: cuándo y dónde en el cerebro

4. Efectos del envejecimiento sobre el procesamiento de caras, el fenómeno TOT y la programación motora

En los últimos años el estudio de los efectos del envejecimiento, tanto normal como patológico, sobre los mecanismos cognitivos y neurales ha dado lugar a un gran número de investigaciones, llegando incluso a hacerse con un nombre propio dentro del campo de la ciencia. La *neurociencia cognitiva del envejecimiento* (Cabeza, Nyberg, & Park, 2005) ha propuesto una variedad de modelos para explicar la peor ejecución de los adultos mayores en una gran variedad de tareas cognitivas, incluyendo tareas de percepción, atención, memoria y/o lenguaje (Craik & Salthouse, 2000), aunque en algunas tareas la ejecución se mantiene o incluso mejora con la edad (Park & Reuter-Lorenz, 2009).

Se han planteado diversas hipótesis explicativas sobre el envejecimiento cognitivo, todas ellas parciales e incompletas. Se citan a modo ilustrativo algunas de ellas sin pretensión de profundizar en sus planteamientos o en los datos en que se fundamentan. Una de las primeras que se propusieron fue la *hipótesis del déficit del hemisferio derecho* (Schaie & Schaie, 1977), según la cual los déficits de las personas mayores son debidas a alteraciones en este hemisferio, fundamentándose principalmente en que las personas mayores tienen un patrón semejante de actuación al de personas con lesiones hemisféricas derechas.

Posteriormente, Welford (1980) propuso que sería la combinación de una mala aferencia sensorial y la pérdida neuronal la responsable del rendimiento cognitivo durante el envejecimiento, dando lugar a la *teoría del ruido neural*.

Craik y sus colaboradores (Craik, 1986; Craik, Anderson, Kerr, & Li, 1995) plantearon la *hipótesis de los recursos limitados y el procesamiento autoiniciado*,

proponiendo que las personas mayores están menos capacitadas para llevar a cabo tareas demandantes de recursos (codificación y recuperación de información), debido a una disminución en los recursos de procesamiento, lo cual perjudica seriamente los procesos auto-iniciados que requieren esfuerzo y la puesta en marcha de gran cantidad de recursos de procesamiento.

La **teoría del control inhibitorio** (Hasher & Zacks, 1988; Hasher, Zacks, & May, 1999) atribuye las diferencias en las funciones cognitivas relacionadas con la edad a déficits en el control atencional inhibitorio sobre los contenidos de la memoria operativa, y, por tanto, a una mayor sensibilidad a las potenciales fuentes de interferencia.

La **hipótesis de la reserva cognitiva** propone que un alto nivel educativo o socio-económico pueden actuar como factor neuroprotector sobre los efectos negativos del envejecimiento neural (Coffey, Saxton, Ratcliff, Bryan, & Lucke, 1999; Stern, 2002).

Una de las teorías con mayor poder explicativo es la **teoría de la velocidad del procesamiento** (Salthouse, 1996; Verhaegen & Salthouse, 1997). Según esta hipótesis existe un enlentecimiento generalizado en el procesamiento de la información en personas de edad avanzada lo que se traduce en los déficits cognitivos observados en la mayoría de las tareas experimentales (Salthouse, 1985). Esta teoría cuenta con el apoyo de numerosos estudios que ponen de manifiesto déficits en la mayoría de tareas que miden velocidad de procesamiento (Salthouse, 1996).

Albert y Kaplan (1980) plantearon la **teoría del déficit del lóbulo frontal**, haciendo referencia a la degradación de estas estructuras corticales durante el envejecimiento. A pesar de la evidencia de que el lóbulo frontal está generalmente afectado por el envejecimiento y tiene una importante implicación en la realización de tareas cognitivas, las extensas conexiones del lóbulo frontal con otras regiones cerebrales

dificulta proponer una relación directa entre sus alteraciones y su implicación en los problemas cognitivos observados en la población mayor.

La mayoría de los estudios tanto electrofisiológicos como de neuroimagen apuntan hacia una activación diferencial de las regiones cerebrales entre jóvenes y mayores, incluso cuando el rendimiento es igual o incluso superior en los participantes mayores (Christensen et al., 1999). Frecuentemente se observa en los participantes de mayor edad una hiperactivación del lóbulo frontal y una menor lateralización del córtex prefrontal durante tareas en las que los jóvenes muestran un patrón lateralizado (Cabeza et al., 1997; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009a; Grady et al., 1994; Grady, Berstein, Beig, & Siegenthaler, 2002; Grady et al., 1998; Grady, McIntosh, Horwitz, & Rapoport, 2000). Estas diferencias se han intentando explicar desde dos hipótesis. La **hipótesis del reclutamiento compensatorio** (Cabeza, 2002; Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002), según la cual las personas mayores pueden reorganizar sus funciones cerebrales y reclutar nuevas áreas o alterar las interacciones entre diversas áreas de una red cognitiva concreta, como un mecanismo compensatorio. Así, la mayor activación en regiones frontales y la reducción de la asimetría hemisférica observada en los mayores podría contrarrestar los déficits neurocognitivos. Por otro lado, la **hipótesis de la desdiferenciación** propone que esta activación adicional podría reflejar una disminución de la especialización cortical en el procesamiento cognitivo (Li & Lindenberger, 1999). Aunque se trata de dos hipótesis a priori diferentes, es necesario indicar que no son excluyentes ya que la compensación puede ser debida al proceso de desdiferenciación y este último puede llevar a activar mecanismos compensatorios (Reuter-Lorenz, 2002). En esta línea, Park y Reuter-Lorenz (2009) propusieron una nueva teoría que intenta integrar ambas posturas. La *teoría del andamiaje en el envejecimiento y*

*la cognición (scaffolding theory of aging and cognition -STAC-)*¹² postula que, a pesar de los evidentes cambios neurales y el deterioro funcional en ciertas regiones cerebrales durante el envejecimiento, es posible mantener un nivel alto de desempeño, debido a la continua implicación de un andamiaje compensatorio. Los autores proponen el córtex prefrontal como la región que llevaría a cabo este mecanismo compensatorio, para reforzar el funcionamiento de otras regiones que se han visto deterioradas por el proceso de envejecimiento, como las áreas de asociación visual (Park & Reuter-Lorenz, 2009).

A continuación se revisarán los estudios específicos relacionados con el procesamiento de caras, el fenómeno TOT y la programación motora que se han realizado desde la neurociencia cognitiva del envejecimiento.

4.1. Envejecimiento y procesamiento de caras

El efecto del envejecimiento sobre el procesamiento de caras ha sido el foco de atención de muchos trabajos tanto conductuales como de neuroimagen y electrofisiológicos.

La mayoría de los estudios conductuales encuentran una reducción en la habilidad de las personas de edad avanzada para reconocer e identificar caras. Existe evidencia de que la eficiencia en la percepción visual declina con la edad (Bian & Andersen, 2008), ya que parece haber un decremento en la capacidad para distinguir características visuales elementales, lo que enlentece la identificación de las propiedades individuales de los estímulos (Ellis, Goldberg, & Detweiler, 1996).

Existe una cantidad reducida de trabajos que hayan evaluado directamente los posibles cambios perceptivos en el procesamiento de caras asociados al envejecimiento. La ejecución durante la detección de caras no parece verse afectada por la edad (Daniel &

¹² El término andamiaje ha sido utilizado en contextos educacionales, de desarrollo y de rehabilitación, para describir cómo fortalezas existentes pueden ser controladas para construir nuevas habilidades o recuperar y sostener capacidades que se han visto amenazadas; en el caso del envejecimiento amenazadas por el deterioro neural (Park & Reutter-Lorenz, 2009).

Bentin, 2010) y los estudios con ERPs no suelen encontrar diferencias en componentes relacionados con los procesos perceptivos tempranos (Chaby, George, Renault, & Fiori, 2003; Chaby, Jemel, George, Renault, & Fiori, 2001; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Pfütz et al., 2002). La especificidad del componente N170 para los estímulos faciales tampoco parece estar alterado en el envejecimiento (Chaby et al., 2001; Daniel & Bentin, 2010; Gao, Xu, Zhang, Zhao, Harel, & Bentin, 2009). No obstante, algunos estudios han encontrado mayores amplitudes de P1 y N170 (Daniel & Bentin, 2010; Gao et al., 2009) o latencias demoradas de N170 (Daniel & Bentin, 2010) en personas mayores, lo que podría estar reflejando una sensibilidad aumentada a la estimulación visual o un decremento en la adaptación neural con la edad y una reducción en la velocidad del procesamiento visual. Por otra parte, Saavedra, Olivares e Iglesias (2012a), hallaron reducciones importantes de la amplitud de N170 en personas mayores, tanto sanas como con deterioro cognitivo, en comparación con adultos jóvenes, en una tarea de decisión de familiaridad en la que las caras eran presentadas recortadas (sin los rasgos externos), reflejando una alteración en el procesamiento configuracional de las caras cuando estas no presentan una estructura completa.

Daniel y Bentin (2010) durante una tarea de categorización por familiaridad y género encontraron mayor latencia de N170 en mayores que en jóvenes durante los dos tipos de categorizaciones, mientras que no encontraron diferencias en la latencia de P300 durante la categorización de familiaridad pero sí para la de género. Los autores concluyeron que los mayores RTs en la tarea de familiaridad eran debidos a déficits perceptivos más que a problemas en la toma de decisiones o categorización del estímulo, mientras que en el juicio de género la mayor latencia de P300 indicaba una habilidad reducida en las personas mayores para hacer decisiones categóricas, y por tanto era debido a una combinación de factores perceptivos y de toma de decisiones.

En la misma línea que el estudio antes citado, Thomas et al. (2008), utilizando *imágenes de tensor de difusión (diffusion tensor imaging -DTI-)*, obtuvieron durante la percepción de caras una reducción significativa de la integridad estructural del fascículo inferior fronto-occipital derecho en las personas mayores. Los autores concluyeron que la alteración de la conectividad en el hemisferio derecho entre el córtex temporal y el frontal podría ser la causa de las dificultades observadas en las personas de edad avanzada durante el procesamiento de caras.

La percepción holística y configuracional de las caras durante el envejecimiento no ha sido tampoco muy estudiada. Boutet y Faubert (2006) encontraron que los efectos de inversión de caras y el efecto de partes-todo faciales eran similares, en términos de respuestas correctas, entre las muestras de jóvenes y de mayores. Los autores concluyeron, por tanto, que la habilidad para percibir holísticamente las caras no se encuentra alterada por el envejecimiento. Dos estudios recientes han investigado los efectos de la inversión de caras sobre N170 en personas mayores (Daniel & Bentin, 2010; Gao et al., 2009). En ambos trabajos se observó que el efecto de inversión sobre la latencia de N170 era similar entre los grupos, pero no sobre la amplitud. Los mayores no mostraron mayor amplitud ante las caras invertidas que ante las caras en posición normal, lo que indicaría una menor habilidad en las personas de mayor edad para aplicar computaciones configuracionales.

Los estudios sobre el reconocimiento y la identificación de caras en el envejecimiento son algo más numerosos. Pfütze et al. (2002) pidieron a sus participantes que realizaran juicios de familiaridad (famosos o desconocidos), encontrando una demora en el *efecto temprano de repetición* en los participantes mayores. Concluyeron que en las personas mayores hay una demora en el acceso a las FRUs, probablemente causada por un enlentecimiento en la transmisión de información desde el sistema perceptivo, o bien

por la mayor cantidad de caras almacenadas en memoria, lo que hace que tengan que escanear mayor número de caras para llegar a un emparejamiento. De la misma manera, Chaby et al. (2003) y Galdo-Álvarez et al. (2009b) también encontraron un enlentecimiento en sus muestras de mayor edad en componentes relacionados con el acceso a las FRUs (N2b y P2, respectivamente).

En relación a la identificación de caras, Pfütze et al. (2002) obtuvieron demoras en el *efecto tardío de repetición* (400-600 ms) indicando un enlentecimiento en la activación de la información semántica. Chaby et al. (2001, 2003) y Galdo-Álvarez et al. (2009b) también encontraron diferencias claras entre jóvenes y mayores en componentes de los ERPs relacionados con el acceso a información específica de la persona, estando N400 y P3 demorados en los participantes mayores, indicando un enlentecimiento de estos procesos en el envejecimiento.

Los resultados de estos estudios para la distribución de los ERPs ponen de manifiesto una distribución más homogénea y simétrica en los participantes de mayor edad, tanto para componentes tempranos -N170, N2 y P2- (Chaby et al., 2003; Daniel & Bentin, 2010; Galdo-Álvarez et al, 2009b; Gao et al., 2009) como tardíos -N400, P3 y LNW- (Chaby et al., 2003; Galdo-Álvarez et al., 2009b), resultado que apoya el reclutamiento de áreas cerebrales adicionales como mecanismo de compensación en los mayores.

Del mismo modo, los resultados obtenidos en varios estudios de localización cerebral durante el procesamiento de caras también parecen apoyar la hipótesis de la compensación. Así, Galdo-Álvarez et al. (2009a) obtuvieron mayor activación del córtex prefrontal dorsolateral izquierdo en mayores que en jóvenes durante los intervalos correspondientes a N400 y P3 temprana, relacionados con el acceso a información semántica. Grady et al. (1994, 1998, 2000), en una serie de experimentos con PET

mediante tareas de emparejamiento de caras y juicios de posición, también encontraron en mayores una mayor activación en áreas prefrontales, eminentemente izquierdas, tanto durante el mantenimiento de caras en memoria de trabajo (Grady et al., 1998) como durante el reconocimiento (Grady et al., 1994, 1998, 2000).

Resulta especialmente interesante un estudio realizado por Saavedra, Olivares, e Iglesias (2012b) en el que compararon los ERPs durante una tarea de decisión de familiaridad entre un grupo de personas mayores sanas y un grupo de personas mayores con deterioro cognitivo. Los autores encontraron diferencias importantes entre ambos grupos en todos los ERPs analizados. Así, en comparación con los mayores sanos, los participantes con deterioro cognitivo mostraron un aumento de la amplitud de P100 y mayor activación en áreas prefrontales durante este intervalo, poniendo de manifiesto el uso de mecanismos compensatorios durante el envejecimiento patológico. N170 mostró el efecto contrario, siendo su amplitud menor en el grupo con deterioro cognitivo, sugiriendo la existencia de una alteración en los procesos perceptivos tempranos en personas con deterioro cognitivo. Con respecto a los componentes tardíos de los ERPs, al contrario que los participantes mayores sanos, en el grupo de pacientes no se encontró el efecto de familiaridad de las caras sobre los componentes N250 y N400. Estos resultados indican un funcionamiento diferencial de los sistemas neurológicos implicados en el procesamiento de caras entre pacientes con deterioro cognitivo y mayores sanos (Saavedra et al., 2012b).

La literatura sobre los efectos del envejecimiento en la denominación de nombres de personas es más extensa y menos contradictoria. Los resultados aportados parecen coincidir en que existe una gran influencia de la edad en los procesos relacionados con la denominación, siendo los nombres propios la categoría lingüística más perjudicada (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986; Evrard, 2002). Un hallazgo general de los

estudios conductuales en tareas de denominación, bien se trate de nombres comunes o propios, es que las personas mayores son menos precisas (Cross & Burke, 2004; Randolph, Lansing, Ivnik, Cullum, & Hermann, 1999) y más lentas que los participantes jóvenes (Burke et al., 2004; Fogler & James, 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b). No obstante, existen también estudios que no han encontrado diferencias en las latencias de denominación entre jóvenes y mayores ni para nombres comunes ni propios (Cross & Burke, 2004; Evrard, 2002). Resulta interesante un estudio realizado por Fogler y James (2007) en el que encontraron que las personas mayores tienen una ejecución bastante peor que los jóvenes cuando tenían que recuperar nombres propios arbitrarios en comparación con nombres propios que reflejaban alguna descripción del personaje (p. e. Blancanieves).

En relación al efecto del *priming*, los datos conductuales ponen de manifiesto que las personas de edad avanzada se benefician del priming, tanto de repetición (Maylor, 1998) como fonológico (Burke et al., 2004), de la misma manera que los participantes más jóvenes, aunque sus efectos parecen ser menos duraderos (Maylor, 1998). Pfütze et al. (2002) estudiaron el efecto del *priming* de repetición sobre los componentes de ERPs en una tarea de reconocimiento de nombres propios, y observaron una demora en el *efecto tardío de repetición* en el grupo de mayor edad, reflejando pues un enlentecimiento en el acceso a información específica. Galdo-Álvarez et al. (2009b) encontraron, por otra parte, una demora significativa en el grupo de mayores de la latencia de N400, componente que además de reflejar acceso a información semántica, también se ha relacionado con la recuperación de información léxica. Además, en el intervalo de 550 a 750 ms, la amplitud media fue menor en el grupo de mayores que en el de jóvenes para los ensayos de denominación correcta, sugiriendo este resultado una menor activación de la ruta léxico-fonológica en los participantes de mayor edad, de acuerdo con las premisas de la hipótesis del déficit de transmisión de Burke et al. (1991). En un estudio posterior, Galdo-Álvarez

et al. (2009a), encontraron que durante la denominación exitosa los mayores activaban las mismas regiones corticales que los jóvenes pero con mayor intensidad, además de mostrar una activación prefrontal adicional, resultado que supone un nuevo apoyo a la hipótesis de la compensación

Mediante *estimulación eléctrica directa transcraneal (transcranial direct current stimulation-tDCS-)*, Ross, McCoy, Coslett, Olson, y Wolk (2011) encontraron que la estimulación bilateral sobre el lóbulo temporal anterior mejoraba notablemente la recuperación de nombres de personajes famosos tanto en jóvenes como en mayores, pero en los últimos el efecto era mayor cuando la estimulación era aplicada sobre el hemisferio izquierdo. No obstante, Tsukiura et al. (2011) empleando fMRI durante la fase de recuperación en una tarea de emparejamiento cara-nombre, no encontraron diferencias en la activación del lóbulo temporal anterior izquierdo entre participantes jóvenes y mayores, pero sí encontraron mayor activación del hipocampo y una mayor conectividad entre el hipocampo y el lóbulo temporal anterior en el grupo de jóvenes que en el de mayores.

Una reciente y rica fuente de hallazgos sobre la denominación de caras proviene de los estudios con pacientes que sufren enfermedad de Alzheimer (EA). En la EA, la denominación está especialmente afectada, siendo uno de sus primeros signos la incapacidad para recuperar los nombres de personas familiares. Greene y Hodges (1996) encontraron que el procesamiento de caras está afectado en la EA a todos sus niveles, incluyendo el reconocimiento, la identificación y la denominación. A pesar de que no existe mucho consenso acerca de la afectación en el reconocimiento de caras familiares durante la EA (ver Werheid & Clare, 2007 para una revisión), los déficits en relación a la denominación sí son contundentes (Delazer, Semenza, Reiner, Hofer, & Benke, 2003; Greene & Hodges, 1996; Semenza, Mondini, Borgo, Pasini, & Sgaramella, 2003), mostrando un peor funcionamiento no sólo en los procesos semánticos sino también

fonológicos (Delazer et al., 2003).

4.2. Envejecimiento y fenómeno TOT

La dificultad para acceder al léxico durante el envejecimiento queda claramente constatada a partir de los resultados obtenidos en los trabajos que han estudiado el fenómeno TOT. Tanto los diarios de recuerdo como los estudios de laboratorio, ponen de manifiesto una mayor incidencia de TOTs en las personas mayores que en los jóvenes (Burke et al., 1991, 2004; Cohen & Faulkner, 1986; Cross & Burke, 2004; Evrard, 2002; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Gollan & Brown, 2006; James, 2006; James & Burke, 2000; Rastle & Burke, 1996; Shafto et al., 2007, 2010; Vitevitch & Sommers, 2003).

Asimismo, trabajos que han realizado comparaciones continuas a lo largo del ciclo vital han encontrado una correlación positiva entre la edad y los estados TOT (Facal-Mayo, Juncos-Rabadán, Álvarez, Pereiro-Rozas, & Díaz, 2006; Juncos-Rabadán, Facal, Álvarez, & Rodríguez, 2006). No obstante, es necesario tomar estos datos con cautela ya que estas medidas no están exentas de problemas. En los estudios con diarios de recuerdo parece existir un sesgo en la cantidad de TOTs informados por los mayores, debido probablemente a su preocupación por los problemas de memoria (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986).

En estudios de laboratorio la influencia del nivel de vocabulario y de la educación formal son factores que afectan de modo significativo a esta medida. Por lo general, las personas mayores obtienen puntuaciones altas en los test de vocabulario y suelen tener más años de educación reglada que los participantes jóvenes (Abrams, Trunk, & Merrill, 2007; Evrard, 2002; James & Burke, 2000; Rastle & Burke, 1996; White & Abrams, 2002), lo que puede dar lugar a los resultados observados. De hecho cuando la frecuencia de los TOTs es ajustada por el efecto del vocabulario, las diferencias entre grupos de edad

desaparecen (Gollan & Brown, 2006; Juncos-Rabadán, Facal, Rodríguez, & Pereiro, 2010). Otro factor importante es la manera de codificar los TOTs. Cuando sólo se tienen en cuenta los TOTs positivos¹³, Gollan y Brown (2006) hallaron que se reducen, o incluso se eliminan, las diferencias entre jóvenes y mayores.

Al igual que sucede en los adultos jóvenes, los nombres que más habitualmente dan lugar a TOTs en personas mayores son los propios, especialmente los de personas (Burke et al., 1991; Juncos-Rabadán et al., 2006), aumentando su proporción de forma directa con la edad (Burke et al., 1991; Evrard, 2002; Rastle & Burke, 1996). El efecto de recencia tiene una importante influencia sobre la incidencia de los estados TOTs en personas mayores, siendo esta mayor para aquellos nombres propios que no habían sido recuperados recientemente (Burke et al., 1991). Con respecto a la frecuencia de uso de los nombres, los resultados resultan contradictorios. Vitevitch y Sommers (2003) no encontraron diferencias entre nombres de baja y alta frecuencia de uso en el grupo de mayores, mientras que Gollan y Brown (2006) encontraron mayor incidencia de TOTs en participantes mayores tanto para nombres de alta como de baja frecuencia. No obstante, el efecto sobre los nombres de baja frecuencia desaparecía cuando los datos se ajustaban a las diferencias en el éxito en la recuperación, es decir, la mayor proporción de TOTs en los adultos mayores parece ser debida a la mayor cantidad de nombres disponibles. Farrell y Abrams (2011) encontraron que los participantes mayores obtenían mayor porcentaje de TOTs cuando los nombres comenzaban con sílabas de baja frecuencia.

Existe abundante evidencia de que, al contrario de lo que sucede en los participantes jóvenes, las personas mayores no recuperan demasiada información relacionada con la palabra diana (Burke et al., 1991; Cohen & Faulkner, 1986), ni palabras intrusas (Burke et al., 1991; White & Abrams, 2002).

¹³ Los TOTs positivos son aquellos en los que la palabra buscada coincide con la palabra objetivo.

Sobre la resolución de los estados TOT no existen datos concluyentes, ya que algunos estudios muestran una menor probabilidad de resolución (Burke et al., 1991) y mayor tiempo para resolverlos (Abrams et al., 2007; Burke et al., 1991), mientras que otros muestran una ausencia de diferencias o incluso el resultado contrario (Brown & Nix, 1996; Heine et al., 1999; Vitevitch & Sommers, 2003). Los efectos del priming en el fenómeno TOT durante el envejecimiento tampoco son concluyentes (Burke et al., 2004; James & Burke, 2000; White & Abrams, 2002), siendo el principal resultado que a medida que avanza la edad las personas se benefician menos del priming fonológico. En personas con EA en fases iniciales y con *deterioro cognitivo ligero* -DCL-, Delazer et al. (2003) no encontraron diferencias en la proporción de TOTs entre estos dos grupos ni en comparación con mayores sanos, pero sí observaron que los participantes con EA eran menos sensibles al priming fonológico que los participantes sanos o con DCL.

Hasta el momento sólo conocemos dos trabajos que hayan analizado los componentes de ERPs en personas mayores durante los estados TOT. Galdo-Álvarez et al. (2009b) observaron que, al contrario que en los participantes más jóvenes, en el grupo de mayores no existieron diferencias en ninguno de los parámetros de ERPs entre la denominación exitosa y TOT. Sin embargo, se encontraron diferencias entre los grupos de edad en las latencias de los componentes relacionados con procesos post-perceptivos. Así, se obtuvieron latencias más tardías en el grupo de mayores en P2, P3 temprana y N400, asociadas al reconocimiento de la cara, y al acceso a información específica de la persona. Además encontraron una distribución más frontalizada y extensa durante las etapas de acceso a información léxico-fonológica, categorización del estímulo y revisión de dicha categorización, lo cual fue de nuevo interpretado como evidencia de activación de mecanismos compensatorios en los participantes de más edad. Este hallazgo fue corroborado en un estudio posterior, (Galdo-Álvarez et al., 2009a) en el que encontraron

diferencias entre ambos grupos de edad en la condición TOT en todos los intervalos analizados. Así, en los intervalos temporales asociados con el acceso a información semántica, léxica y fonológica, y con la categorización, los participantes mayores obtuvieron mayor activación en diversas regiones frontales (córtex prefrontal, córtex cingulado anterior y áreas motoras), indicando un sobre-reclutamiento de estas regiones para compensar sus déficits en la monitorización de la recuperación de información en memoria a largo plazo, en la cantidad de recursos de procesamiento implicados en la búsqueda y en procesos motores.

A partir de datos de MRI estructural, Shafto et al. (2007) encontraron que el número de TOTs correlacionaba positivamente con la edad y con la atrofia en la materia gris de la ínsula izquierda, región implicada en el procesamiento fonológico. En un estudio posterior, Shafto et al. (2010) utilizaron fMRI durante una tarea de denominación de caras de personajes famosos, y replicaron los resultados encontrados en el estudio anterior. A la vista de los resultados de ambos trabajos, Shafto et al. (2010) concluyeron que existiría un déficit fonológico en la recuperación de palabras que aumentaría con la edad debido a los efectos negativos de la atrofia cerebral sobre el funcionamiento de la red de producción de palabras.

Como se ha visto en el apartado 2.4, la *hipótesis del déficit de transmisión* propuesto por Burke et al. (1991) es la que cuenta con más respaldo experimental para explicar la etiología de los estados TOT, siendo uno de sus principales cimientos los resultados obtenidos con personas mayores. MacKay y Burke (1990) propusieron que el envejecimiento debilita las conexiones entre los nodos, reduciendo así la cantidad de activación que fluye desde los niveles semánticos hacia los fonológicos, siendo así más proclives a sufrir un estado TOT. Teniendo en cuenta las predicciones del modelo, la menor fuerza de las conexiones entre los nodos que existe a medida que aumenta la edad,

daría lugar a que aumente el número de TOTs, pero que a la vez disminuya el número de alternativas persistentes en personas mayores, predicciones que se ven apoyadas por los resultados experimentales (Brown & Nix, 1996; Burke et al., 1991; Heine et al., 1999; Rastle & Burke, 1996; White & Abrams, 2002).

4.3. Envejecimiento y programación motora

La mayor parte de la investigación sobre los cambios neurales asociados al proceso de envejecimiento se ha centrado en estudiar los mecanismos perceptivos y cognitivos y mucho menos en los procesos relacionados con la programación motora. La mayoría de los estudios encuentran un descenso lineal de la ejecución motora a medida que aumenta la edad de los participantes, tanto para movimientos simples y repetitivos (Shimoyama, Ninchoji, & Uemura, 1990) como para movimientos complejos, como los que requieren coordinación visomotora (Kauranen & Vanharanta, 1996; Smith et al., 1999).

Asimismo, los patrones de activación cerebral en personas de mayor edad son diferentes a los mostrados por los participantes más jóvenes, bien en tareas simples (Calautti, Serrati, & Baron, 2001; Hutchinson et al., 2002; Mattay et al., 2002; Ward & Frackowiak, 2003), o en tareas complejas (Heuninckx, Wenderoth, Debaere, Peeters, & Swinnen, 2005; Wu & Hallett, 2005) (ver Tabla 1). En concreto estos estudios encuentran dos patrones, activación de las mismas áreas cerebrales tanto en mayores como en jóvenes pero de mayor intensidad en los primeros, o activación de áreas adicionales en los participantes de mayor edad. En general, estos resultados han sido interpretados como un sobre-reclutamiento de áreas cerebrales que representarían mecanismos compensatorios para minimizar el efecto de los cambios estructurales y neuroquímicos que tienen lugar durante el envejecimiento.

Tabla 1. Estudios de neuroimagen en tareas de programación motora en personas mayores.

Estudio	Técnica	Tarea	Áreas cerebrales más activas	Áreas cerebrales adicionales
Calautti et al. (2001)	TEP	Golpeteo pulgar-índice. Movimiento guiado por un estímulo auditivo	Regiones frontales superiores derechas	
Heuninckx et al. (2005)	fMRI	Movimientos aislados de mano y pie: <ul style="list-style-type: none">Condición 1-MANO: flexión-extensión de la muñeca derechaCondición 2-PIE: flexión-extensión del tobillo derecho Movimientos coordinados mano-pie: <ul style="list-style-type: none">Condición 3-MANO y PIE misma dirección: coordinación flexión-extensión muñeca y tobillo en la misma direcciónCondición 4-MANO y PIE distinta dirección: coordinación flexión-extensión muñeca y tobillo en distinta dirección Movimientos guiados por un metrónomo (1 Hz)	En todas las condiciones: <ul style="list-style-type: none">ínsulaopérculo frontalgiro temporal superiorgiro supramarginaláreas somatosensoriales secundariasprecuneus En tareas de coordinación: <ul style="list-style-type: none">pre-SMApre-dorsal LPAgiro cingulado rostralcórtex prefrontal En la condición 4: <ul style="list-style-type: none">cingulo rostral anteriorcórtex prefrontal dorsolateral	
Hutchinson et al. (2002)	fMRI	Tarea 1: flexión-extensión de la muñeca Tarea 2: abducción-aducción del dedo índice Movimientos guiados por un metrónomo (1 Hz)	Tarea 1: SMA caudal. Tarea 2: SM1 ipsilateral	

Mattay et al. (2002)	fMRI	Pulsación de botón guiada por un estímulo visual	SM1 contralateral LPA SMA cerebelo ipsilateral	SM1 putamen cerebelo contralateral
Ward y Frackowiak (2003)	fMRI	Gesto de agarrar con la mano guiado por un estímulo visual	surco central izquierdo opérculo frontal surco intraparietal surco cingulado caudal córtex premotor dorsal surco frontal superior	
Wu y Hallett (2005)	fMRI	Golpeteo secuencial de los dedos de la mano derecha <ul style="list-style-type: none"> Secuencia 1: 4 dedos Secuencia 2: 12 dedos Movimientos auto-iniciados	<p>En ambas secuencias:</p> <ul style="list-style-type: none"> cerebelo anterior bilateral área premotora córtex parietal córtex prefrontal izquierdo cingulo anterior núcleo caudado y tálamo 	<p>En ambas secuencias:</p> <ul style="list-style-type: none"> pre-SMA cerebelo posterior bilateral

La investigación de los MRCPs durante el proceso de envejecimiento ha sido muy poco fructífera, existiendo pocos trabajos que han analizado los efectos de la edad sobre los componentes motores relacionados con los movimientos de las extremidades. Además, no tenemos constancia de la existencia de estudios que hayan registrado los MRCPs ante movimientos relacionados con el habla y/o la articulación en participantes mayores.

El primer estudio realizado en este ámbito fue desarrollado por Deecke (1980), evaluando los cambios en los MRCPs a través del ciclo vital, en cinco grupos de edad: 17-29 años, 30-39 años, 40-49 años, 50-59 años y 60-69 años. Se encontró un decremento gradual de la amplitud del RP con la edad (no diferencia entre 1er-RP y NS'), que comenzaría alrededor de los 40 años, mientras que no encontró diferencias entre los grupos en la amplitud del MP. El hecho de que la amplitud del RP estuviera disminuida en los mayores, pero no la del MP, fue interpretado por Deecke como evidencia de que la menor amplitud del RP no podía deberse tan sólo a la degeneración neuronal del cerebro envejecido, sino que debían existir otros factores, como la motivación y/o la atención, los que darían lugar a este resultado. Los estudios posteriores resultaron inconcluyentes. Feve, Bathien, y Rondot (1991) también encontraron una disminución de la amplitud del RP en los participantes mayores, mientras que Loveless (1980) no encontró diferencias de amplitud. Singh, Knight, Woods, Beckley, y Clayworth (1990) no encontraron diferencias entre jóvenes y mayores en ninguno de los parámetros analizados (amplitud, latencia y distribución topográfica) en ninguno de los componentes motores (RP, NS' y MP). No obstante, Ishizuka, Tomi, y Sunohara (1996) encontraron un enlentecimiento de la latencia del RP y de la NS' en sus participantes de mayor edad. Feve et al. (1991) también encontraron latencias más tardías para el RP en el grupo de mayores.

Algunos trabajos han utilizado tareas de TR para estudiar los MRCPs. Así, Loveless y Sandford (1974) obtuvieron menor amplitud del RP en participantes mayores precediendo a la respuesta en tareas de TR. Loveless (1980) comparó el RP ante una tarea de movimientos voluntarios y tareas de TR con diferentes intervalos inter-estimulares y no encontró efecto de la edad sobre la amplitud del RP en ninguna de las condiciones, por lo que concluyó que el enlentecimiento de los RTs tendría que ser debido a factores periféricos o al mayor tiempo necesario para tomar una decisión, más que a una alteración en la preparación motora.

Falkenstein, Yordanova, y Kolev (2006) y Kolev et al. (2006) llevaron a cabo una investigación en la cual pretendían analizar las diferentes fases del procesamiento sensoriomotor para analizar su posible contribución en el enlentecimiento conductual asociado al envejecimiento. Para ello, emplearon una tarea de TR de elección múltiple, durante la cual analizaron los componentes de los ERPs y el LRP tanto promediados en relación al estímulo como en relación a la respuesta. Los resultados conductuales mostraron el enlentecimiento encontrado en la mayoría de los estudios de envejecimiento. Esta diferencia en los RTs no fue acompañada por un enlentecimiento en las fases de procesamiento temprano del estímulo (P1 y N1) y tampoco en la selección de la respuesta (s-LRP), pero encontraron una prolongación de la activación motora contralateral durante la ejecución de la respuesta motora reflejado por un MP más temprano, de mayor duración y de mayor amplitud en los participantes mayores que en los jóvenes. Los autores, por tanto, concluyeron que las personas mayores necesitan una activación más intensa y continuada del córtex motor contralateral para ejecutar el movimiento, y este tiempo adicional que necesitan para activar esta respuesta cortical es lo que daría lugar al enlentecimiento conductual en el envejecimiento.

Existen dos estudios que han investigado el efecto del envejecimiento sobre la sincronía/desincronía de los ritmos cerebrales relacionada con la actividad motora (*event-related desynchronization/event-related synchronization-ERD/ERS-*). Sailer, Dichgans, y Gerloff (2000), utilizando una tarea motora simple, obtuvieron una mayor activación en las regiones sensoriomotoras para la banda alfa, y mayor activación sobre el SMA para la banda beta en el grupo de personas de edad avanzada, concluyendo que la anatomía funcional del sistema motor humano sufre cambios importantes durante el envejecimiento, lo que lleva a las personas mayores a un reclutamiento de regiones motoras adicionales. Labyt et al. (2004) durante una tarea visomotora, observaron en los participantes mayores un aumento de la desincronización para la banda alfa sobre regiones parieto-centrales ipsilaterales durante el periodo previo al movimiento. Ambos trabajos, obtuvieron pues evidencia de una planificación motora menos eficiente durante el envejecimiento.

III. PLANTEAMIENTO Y OBJETIVOS

Como se ha podido comprobar durante la Introducción, el procesamiento de caras ha generado una gran cantidad de trabajos, tanto desde el ámbito conductual como desde el de la *neurociencia*. La denominación de caras a partir de fotografías es un proceso complejo que permite estudiar una gran variedad de aspectos relacionados con el procesamiento de la información (percepción, reconocimiento, acceso a información semántica, acceso a información léxica y fonológica, creación de un plan fonético y articulación). Para estudiar los procesos implicados en la denominación de caras resulta de utilidad comparar condiciones en las que se disocie cada uno de las fases del procesamiento cognitivo. Así, para estudiar el reconocimiento de caras comúnmente se han comparado condiciones en las que se presentan caras familiares y no familiares. Por otro lado, el fenómeno TOT en comparación con la denominación exitosa de caras en varios grupos de edad puede posibilitar la comparación de la actividad cerebral durante procesos cognitivos complejos que se ven alterados durante el envejecimiento, como el acceso a memoria a largo plazo, la gestión del conflicto o la programación motora. No obstante, el estudio del fenómeno TOT se ha abordado principalmente desde el ámbito conductual, existiendo pocos trabajos en el ámbito de la *neurociencia* relacionados con este fenómeno, tanto en poblaciones jóvenes como de edad avanzada.

Con respecto al estudio de los procesos relacionados con la programación motora, el análisis de los potenciales cerebrales relacionados con el movimiento (MRCPs) se ha centrado sobre todo en el estudio de tareas manuales simples y la influencia de los procesos cognitivos sobre estos componentes no ha sido muy fructífera. Asimismo, desde la literatura tampoco se ha profundizado mucho en la programación motora asociada a las

respuestas verbales. Además, las tareas de denominación que se emplearon en este trabajo incluían la ejecución de respuestas motoras manuales, consistiendo, por tanto, en tareas de tiempo de reacción de elección múltiple, que permite estudiar dos tipos de procesos: (a) la programación motora asociada a respuestas manuales determinadas por el acceso diferencial a cierto tipo de información; (b) el estudio de los mecanismos encubiertos relacionados con el mapeo estímulo-respuesta o selección de la respuesta (s-LRP) y de la activación de los mecanismos motores para ejecutar dicha respuesta (r-LRP).

El presente trabajo forma parte de un proyecto de investigación longitudinal cuyo objetivo principal consiste en caracterizar marcadores cognitivos y psicofisiológicos específicos que permitan establecer un diagnóstico precoz de progresión hacia la enfermedad de Alzheimer, a partir del envejecimiento sano y del *deterioro cognitivo ligero*. Para alcanzar este propósito resulta imprescindible caracterizar previamente los procesos implicados en estos marcadores en poblaciones sanas de distintas edades con el objetivo de examinar los efectos del envejecimiento normal sobre dichos procesos. Por tanto, la parte empírica del presente trabajo consistirá en el análisis de los ERPs relacionados con el estímulo y con los procesos motores en dos tareas de denominación de caras de personajes famosos en participantes jóvenes y en participantes de edad avanzada.

La Tesis se divide en dos partes. El **Estudio 1** se centró en analizar los componentes motores directos de los ERPs (MRCPs) en participantes jóvenes y mayores, durante la ejecución de una tarea de denominación de caras empleada en estudios previos –Tarea 1 (ver Figura 10) – (Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b). De este modo, el Estudio 1 completa los datos obtenidos en trabajos previos que se llevaron a cabo empleando la misma tarea, en los que se analizaron los componentes de ERPs asociados con el procesamiento del estímulo en jóvenes (Díaz et al., 2007) y en mayores (Galdo-

Álvarez et al., 2009a, 2009b). A su vez el Estudio 1 se compone de dos trabajos que han sido publicados en la revista *International Journal of Psychophysiology*.

- **Estudio 1.1.** *Movement related cortical potentials in a face naming task: Influence of the tip-of-the-tongue state.* El objetivo general de este trabajo fue caracterizar y evaluar los MRCPs tanto manuales como relacionados con el habla en la misma muestra de participantes jóvenes del estudio de Díaz et al. (2007).
- **Estudio 1.2.** *The effect of aging on movement related cortical potentials during a face naming task.* El objetivo principal fue caracterizar y evaluar los efectos del envejecimiento sobre los MRCPs en la misma muestra de participantes mayores del estudio previo de Galdo-Álvarez et al. (2009b).

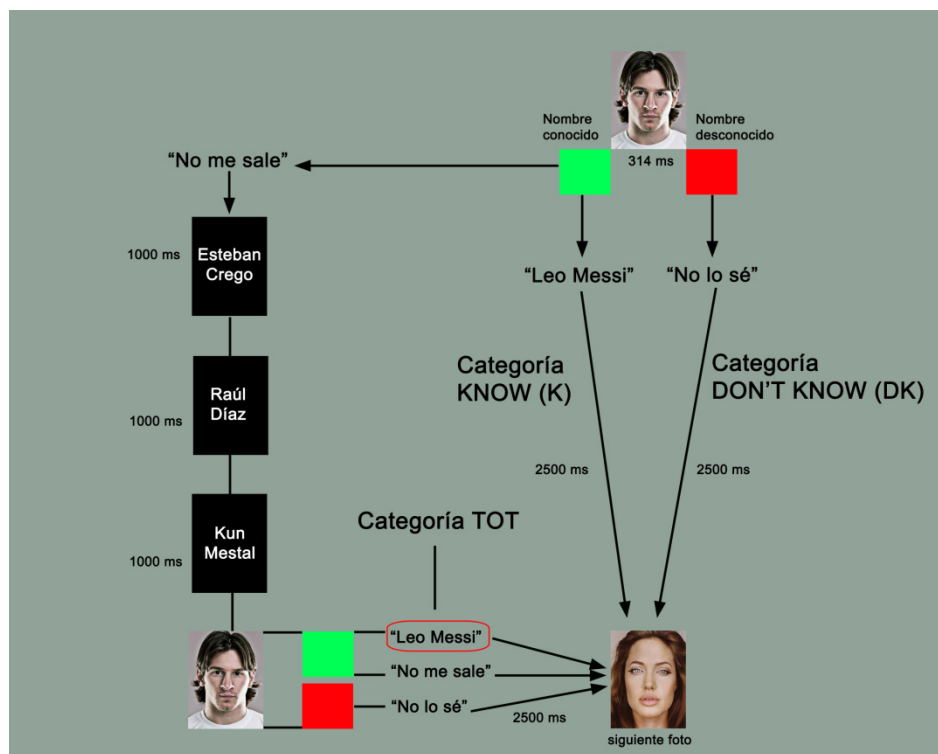


Figura 10. Procedimiento general de la tarea 1.

En cuanto al **Estudio 2**, se centró en el análisis de los componentes de ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo, y del LRP tanto en sincronía con el estímulo (s-LRP) como con la respuesta motora manual (r-LRP) en una nueva tarea de

denominación. En dicha tarea se mejoraron ciertos aspectos con respecto a la versión anterior, que posibilitaron el estudio de procesos que no podían ser evaluados con el diseño de la Tarea 1. En concreto, se llevó a cabo una caracterización más precisa de la categoría de respuesta DK (que antes comprendía a su vez dos categorías de respuesta no diferenciadas); se contrabalancearon las respuestas manuales dentro de la tarea, lo que permitió analizar el LRP; y, por último, se incluyó una demora entre la respuesta manual y la verbal para evitar la influencia de los procesos motores relacionados con esta última sobre el trazado sincronizado con el estímulo. Del mismo modo que el Estudio 1, el Estudio 2 también se dividió en dos partes. La primera de ellas está publicada en la revista *Psychophysiology* y la segunda constituye un trabajo inédito, no publicado, enfocado como un estudio piloto en personas de edad avanzada.

- **Estudio 2.1.** *An event-related potentials study of face naming: Evidence of phonological retrieval deficit in the tip-of-the-tongue state.* El objetivo general de este trabajo fue caracterizar a través de ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo y con la selección y preparación de las respuestas, el estado TOT, la denominación exitosa y la falta de reconocimiento del personaje.
- **Estudio 2.2.** *Efectos del envejecimiento en la denominación de caras y el fenómeno TOT: estudio piloto a través de potenciales evocados.* El objetivo general de este trabajo fue evaluar el efecto del envejecimiento sobre los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo y con la selección y preparación de las respuestas, en el estado TOT, la denominación exitosa y el no reconocimiento del personaje.

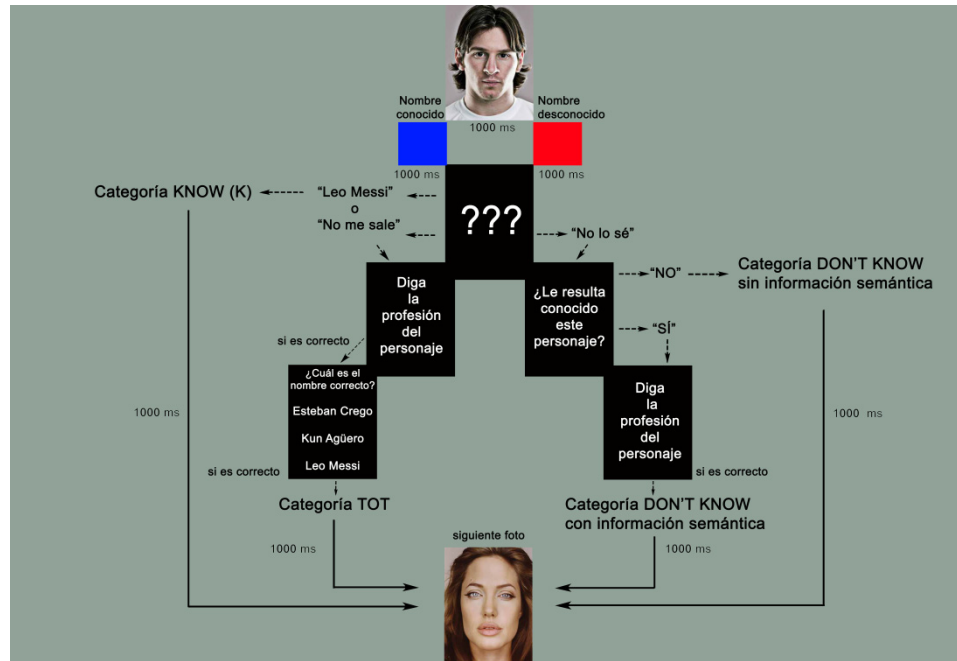


Figura 11. Procedimiento general de la tarea 2.

Los objetivos específicos de cada uno de los estudios se pueden integrar en dos objetivos generales que vertebran la presente Tesis Doctoral:

- (1) Estudiar el proceso de denominación de caras, tanto exitosa como fallida (fenómeno TOT y desconocimiento del nombre y/o del personaje) a través de los ERPs relacionados tanto con el estímulo (percepción, reconocimiento, recuperación de información en memoria y categorización) como con la respuesta (selección y preparación/ejecución motora) en tareas de tiempo de reacción y a través de estos análisis evaluar la idoneidad de los modelos cognitivos sobre reconocimiento y denominación de caras.
- (2) Determinar los posibles efectos del envejecimiento sano sobre los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo y la programación motora durante la denominación de caras y establecer índices neurocognitivos diferenciales de dicho procesamiento en condiciones de denominación exitosa, desconocimiento del personaje y estado de la punta de la lengua. Se espera que

tales índices obtenidos en personas mayores sanas puedan ser utilizados en el futuro para la evaluación del *deterioro cognitivo ligero* (DCL) y la *enfermedad de Alzheimer* (EA).

IV. ESTUDIO 1



Estudio 1.1. Movement related cortical potentials in a face naming task: Influence of the tip-of-the-tongue state.

En el primer artículo que forma parte de esta Tesis Doctoral, se evaluaron por primera vez los potenciales cerebrales relacionados con el movimiento (MRCPs) en una tarea de denominación de caras en un grupo de participantes jóvenes. El objetivo principal de este trabajo fue determinar la causa del enlentecimiento conductual observado en la categoría TOT con respecto a la denominación exitosa (categoría K) y al desconocimiento del personaje y/o el nombre (categoría DK). El resultado más destacable fue que se observó un bloqueo en el desarrollo temporal del primer componente del potencial de preparación (1st-RP) en la categoría de respuesta TOT, probablemente debido a la división de recursos de procesamiento entre la búsqueda de información sobre el nombre y la programación motora. Este resultado parece explicar los mayores RTs observados en TOT en comparación con el éxito en la denominación o con el desconocimiento del personaje y/o su nombre.

El primer artículo, que se presenta a continuación, fue publicado en la revista *International Journal of Psychophysiology* en junio del 2009.



Contents lists available at ScienceDirect

International Journal of Psychophysiology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ijpsycho

Movement related cortical potentials in a face naming task: Influence of the tip-of-the-tongue state

Ana Buján, Mónica Lindín, Fernando Díaz *

Laboratorio de Psicofisiología e Neurociencia Cognitiva, Facultad de Psicología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Galiza, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 25 June 2008

Received in revised form 22 December 2008

Accepted 23 December 2008

Available online 6 January 2009

Keywords:

Movement related cortical potentials

Tip-of-the-tongue state

Speech-related movements

Naming task

sLORETA/eLORETA

ABSTRACT

The aim of the present study was evaluate the movement-related cortical potentials (MRCPs) associated with manual and speech movements during a face naming task carried out by the same participants as in a previous study, in order to: 1) determine whether the slowing down of the reaction time observed in the tip-of-the-tongue (TOT) state was caused by motor processes; 2) compare the MRCPs among the three response categories (tip-of-the-tongue, successful retrieval and not knowing the name); and 3) determine whether the MRCPs modulated the differences in amplitude of the late negative wave among response categories. The first component of readiness potential, the negative slope, the motor potential and the reafferent potential associated with the manual response, and two components associated with the verbal responses—the speech-related motor potential and the speech-related reafferent potential—were identified. The slowing down of reaction time observed in the TOT category may be due to a temporal interruption in the motor programming of the responses due to the TOT state. The longer latency in speech-related components in the KNOW with respect to the TOT category can be attributed to the greater cognitive demands involved in the retrieval of proper names in the former category. The brain activity associated with the preparation and execution of the responses had a differential modulatory effect on the amplitude of the LNw component, which may partially explain the differences between the categories observed in the previous study by Díaz et al. [Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., Juncos-Rabadán, O., 2007. An event-related potentials study of face identification and naming: the tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology* 44, 50–68].

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Naming famous people from photographs of their faces is a complex process during which different aspects of the cognitive processing can be investigated. The process involves various stages beginning with the perception of structural characteristics of a face and ending with access to the phonological lexicon and development of a phonetic plan, which may finally result in articulation of a name. The apparently easy task of recognizing and identifying well-known faces contrasts with the frequent difficulty in retrieving the corresponding names. One of the most common failures in face-naming is the tip-of-the-tongue (TOT) phenomenon, a transitory failure in name retrieval, in which the subject is certain of knowing the name and is close to retrieving it, as it has been retrieved on other occasions (Brown and McNeill, 1966).

The use of Event Related Potentials (ERPs) to study face processing has allowed determination of some psychophysiological correlates of the stages of structural analysis (Bentin et al., 1996; Bentin and Deouell, 2000; Eimer, 2000), of recognition (Milivojevic et al., 2003; Pütz et al., 2002; Schweinberger et al., 2002), of accessing the

identity (Henson and Rugg, 2003; Henson et al., 2003), and of retrieving the name (Huddy et al., 2003; Rahman et al., 2002). However, the ERP correlates of the TOT state have been evaluated in only one previous study, in a task involving the naming of faces of famous people (Díaz et al., 2007).

In the latter study of Díaz et al. (2007), participants were shown photographs of the faces of well-known people and were required to respond by pressing one of two keys on a keyboard, depending on whether they knew or did not know the name of the person, and immediately after they had to give one of three verbal responses corresponding to the following response categories: 1) KNOW: when they knew the name and stated it correctly; 2) DON'T KNOW: they did not know the name and said "Don't know", or 3) TOT: they knew the name but could not retrieve it and said "Can't remember". The ERPs time-locked to presentation of the stimulus were analyzed in a 2 second interval. No differences among the response categories were observed in relation to the parameters of the ERPs before 550 ms (P100, N170, P2, N2, and early-P3), associated with perceptive processing, face recognition and semantic processing. The conflict that characterizes the TOT state was evident in the longer reaction times (RTs) in this response category relative to the other two. However, there were no differences among the categories in terms of the latency of the late-P3 component of the ERP, which corresponds to the time

* Corresponding author. Tel.: +34 981563100 13800; fax: +34 981528071.
E-mail address: fernando.diaz@usc.es (F. Díaz).

required to evaluate and classify the stimulus into one of the three response categories.

These results, longer RT in TOT and no differences in late-P3 latency, lead to the conclusion that the TOT state does not appear to affect the time required for stimulus classification, but affects emission of the response. The slowing down of the RT in TOT may thus be due to some processes related to the preparation or execution of the responses. In the present study, analysis was made of the movement-related cortical potentials (MRCPs) time-locked to the manual response, in order to test this possibility.

The mean amplitude during the time interval in which the late-P3 component was observed (550–750 ms), was significantly smaller in the TOT category than in the KNOW category. This result was related to differences between the response categories in the effective resources dedicated to stimulus evaluation and classification (involving memory search for semantic and lexical information), and was interpreted, within the model of Valentine et al. (1996), as a consequence of the failure to access the name due to the lack of sufficient activation in the lexical route, in accordance with the transmission deficit hypothesis of Burke et al. (1991).

In addition, a Late Negative Wave (LNW) was observed with the maximum amplitude at approximately 1350–1375 ms, and with significantly larger amplitude in the DON'T KNOW category than in the TOT category. In the KNOW and DON'T KNOW response categories, this component appeared after the motor response, while in the TOT category it appeared after stimulus classification (late-P3 latency) but before the corresponding motor response. This component was considered as a correlate of a mechanism of review of stimulus categorization and/or of the selected response. In the case of KNOW and DON'T KNOW responses, the participant will emit his/her response before this review has been completed, with closure of the stimulus epoch and subsequent release of processing resources; in contrast, in TOT responses, processing resources will continue to be assigned to the search for the name corresponding to the face. As a result, the ranking of LNW amplitudes can be attributed to the amount of processing resources released after closure of the stimulus epoch: complete closure and release of processing resources in DON'T KNOW, incomplete closure in KNOW, because a subset of processing resources are probably engaged in name retrieval and in verification of whether the name retrieved corresponds to the face presented, and non-closure in TOT, due to the blockage situation. However, as the authors (Díaz et al., 2007) indicated, it was possible that these differences were also modulated by the brain activity associated with the preparation and execution of the motor responses required in the task. The analysis of MRCP may help to corroborate this hypothesis.

MRCPs have been widely used to study the cortical mechanisms that control voluntary movements of the limbs. Since Kornhuber and Deecke (1965) recorded the *Bereitschaftspotential* (BP) or readiness potential (RP), related to simple and self-paced movements, several studies have been carried out in which four MRCPs have consistently been recorded: the first component of the readiness potential (1st-RP), the negative slope (NS'), the motor potential (MP) and the reafterent potential (RAP) (for a complete revision, see Shibasaki and Hallett, 2006). On the other hand, the speech MRCPs have been less well studied, and there is only conclusive data regarding the 1st-RP component (Brooker and Donald, 1980; Deecke et al., 1986; Grabow and Elliott, 1974; Grözinger et al., 1975, 1977; Levy, 1977; McAdam and Whitaker, 1971; Tarkka, 2001; Wohler, 1993; Wohler and Larson, 1991).

The MRCPs of the limbs have been well characterized in a classical paradigm requiring self-paced movements separated by 5s or more. Nevertheless, this paradigm is limited as the nature of the movement is predetermined, which may lead to a rather automatic performance of the movements across the trials (Jahanshahi and Hallett, 2003). Therefore, it is necessary to study the MRCPs under less constrained movements with more complex paradigms that enable study of the

effect of cognitive processes on these components. Several studies have investigated this issue before, showing MRCPs are differentially influenced by cognitive functions such as level of intention, preparatory state and mode of movement selection in both normal (Dirnberger et al., 2000; Freude et al., 1988; Praamstra et al., 1995) and clinical populations (Praamstra et al., 1996; Wiese et al., 2004a,b). In the present study, we applied a reaction time cognitive paradigm in a face naming task, which can generate three response categories requiring similar sequential movements (a manual response of the right or left index fingers followed by a verbal response) but with different cognitive demand. The use of this sequential task was motivated by the need to obtain a reliable behavioural measure of the stimulus categorization (reaction time of manual response) and the need for the researcher to make the correct classification of the responses in one of the three possible categories (verbal response). This task enables identification of the possible presence of speech-related components and determination of how the greater cognitive demands in the KNOW category (retrieval and naming of a proper name differing trial by trial) than in the DON'T KNOW and TOT categories (retrieval and verbalization of the same repetitive formula trial by trial) may affect the manual and/or verbal MRCPs.

The aim of the present study was therefore characterize and evaluate the manual and speech MRCPs in the same participants as in the study of Díaz et al. (2007), with the following specific objectives:

1. To determine whether the slowing down of the RT observed in the TOT response category took place during the preparation and/or execution of the movements;
2. To describe the MRCP components in a complex reaction time paradigm and to compare them in three different response categories, DON'T KNOW, KNOW and TOT, with the aim of determining whether the cognitive differences among them have an effect on these components.
3. To determine whether the MRCPs modulated the differences in amplitude of the LNW component among response categories.

2. Materials and methods

2.1. Sample

From initial sample of 20 university students who participated in the study of Díaz et al. (2007), valid MRCP averaged waveforms were obtained from 14 participants (6 men and 8 women; age range 19–24 years). All were right-handed, with normal or corrected vision, and were healthy, with no history of neurological or psychiatric disorders and had not received any medical treatment in the 4 weeks prior to the experiment. None of the participants were familiar with the protocols used in the study. The methods used in the study were approved by the local ethics committee and all participants gave their informed consent prior to their inclusion in the study.

2.2. Electroencephalographic (EEG) recording

The participants were seated on a comfortable chair in a Faraday chamber, with attenuated levels of light and noise, and were instructed to move as little as possible during the recording. Stimuli were photographs of the faces of famous people. The photos were all software-edited for homogeneity of background and with respect to contrast and average luminance. All images were in colour, showing a frontal view of the face, with clear representation of all major features, against a neutral background. Negative facial expressions were avoided, and we tended to use images with neutral or mildly positive expressions. Each subject was shown 200 photographs (10 × 13 cm), at a distance of 1 m and for 314 ms, with a subtended visual angle of 5.7° × 8.6° of arc, on a 19" flat screen monitor with a vertical refresh rate of 120 Hz.

The EEG activity was recorded from 30 active electrodes inserted in a cap (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, F7 FC3, FCz, FC4, F8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP3, CP3, CPz, CP4, TP4, P7, P3, Pz, P4, P8, O1, Oz, O2), in accordance with the International 10–20 System, with a nose reference and frontopolar ground. The signal was passed through a 0.1–50 Hz (24 dB/octave slope) analog bandpass filter, the signal was amplified to 22.5 K and the sampling rate was 500 Hz. Simultaneous to EEG recordings, ocular movements (EOG) were recorded with two electrodes located supra and infraorbitally to the right eye (VEOG) and another two located at the lateral angle of each eye (HEOG). All impedances were maintained below 10 k Ω .

After signal storage, ocular artifacts were corrected by use of the algorithm of Gratton et al. (1983); the EEG was then segmented by extraction of synchronized epochs associated with each manual motor response, with a duration of 3300 ms, 2000 ms pre-response and 1300 ms post-response, which were classified a posteriori as DON'T KNOW, KNOW and TOT, depending on the participant's response. The signal was adjusted to a baseline of 500 ms (between –2000 and –1500 ms) and segments exceeding ± 150 μ V were automatically rejected. All of the segments accepted were individually inspected to identify those still showing artifacts. Finally, the signal was passed through a digital, 0.1 to 30 Hz (24 dB/octave slope) bandpass filter and the epochs were averaged. The moment of the manual response was considered as a marker of the averaged MRCPs. For each response category, a minimum of 20 artifact-free epochs were averaged.

2.3. Procedure

Each participant was shown 200 photographs of the faces of famous people, in 5 blocks of 40 photographs, and with an interblock interval of 90 s. During the trial, the participants maintained a steady position by looking at a cross that appeared in the centre of the screen during intervals without photographs. Before the start of the trial, the participants were presented with a practice block of 10 photographs (different from the 200 photographs that formed part of the task) to ensure that they had understood the instructions. The photographs were presented sequentially.

The participants were required to press, as quickly as possible, the M key (covered with a red sticker) of a computer keyboard, with the index finger of the right hand when they were sure that they did not know the name of the person, or the Z key (covered with a green sticker) with the index finger of the left hand when they were sure that they did know the name of the person. Immediately after, they had to say aloud: 1) the name of the famous person (KNOW category); 2) "Don't know", if they did not know the name (DON'T KNOW category), or 3) "Can't remember", if they were sure that they knew the name but could not remember it at that moment (TOT category). We did not have a reliable trigger to determine the exact point in time when the verbal response started. Nevertheless, the subjects were given instructions to state their verbal response immediately after the manual response, and given the fact that participants were young, normal subjects the verbal response always occurred immediately after the manual response.

The TOT states were therefore caused spontaneously by the task, without any type of experimental manipulation. In the case of the KNOW response category, only the EEG epochs corresponding to correct responses were considered.

2.4. Data analysis

As regards performance of the participants, the number of responses and the RTs of the manual response (pressing the key) corresponding to each of the response categories (KNOW, DON'T KNOW and TOT) were evaluated.

As regards the MRCPs, the EEG epochs corresponding to each response category (KNOW, DON'T KNOW and TOT) were averaged, and thus three MRCP averaged waveforms were obtained for each

participant. The values of amplitude and latency of the manual and speech-related components were measured at the C3, Cz, C4, P3, Pz, P4, F7, Fz and F8 electrodes.

Visual inspection of the waveforms revealed 6 components (see Fig. 1): the first component of the readiness potential (1st-RP) was deviated from baseline from the time of stimulus presentation in each response category (see Fig. 2) the negative slope (NS') was observed between 500 and 100 ms prior to the response; the motor potential (MP) was identified as the maximum negative peak between the 50 ms prior to the response and the next 100 ms; after the MP, a positive-going phase was observed, with a maximum amplitude between the 50 and 300 ms posterior to the response: the reafferent potential (RAP). A negative wave of large amplitude was recorded after the RAP, with a maximum peak between the 250 and 700 ms after the manual response; we denominated it the speech-related motor potential (Sr-MP). This was followed by a positive-going phase between the 600 and 1300 ms after the manual response, which we denominated the speech-related reafferent potential (Sr-RAP).

In order to study the time relationships between the stimulus-onset and response-onset time-locked ERP components and to check for possible modulation of the MRCPs on the LNw component in the study of Díaz et al. (2007), the mixed plots of the stimulus-onset and response-onset averaged ERP waveforms from 14 subjects were carried out for each response category. Thus, for the three response categories the stimulus-onset averaged ERP waveforms were compared with the response-onset averaged ERP waveforms (Fig. 2).

As regards the parameters evaluated in the different components, for the 1st-RP the mean amplitudes in two intervals were analyzed: the interval between 1700 to 1100 ms before the manual response (from stimulus presentation in TOT category to the stimulus presentation in DON'T KNOW and KNOW categories) and the interval between 1100 to 500 ms before the manual response. For the NS', the mean amplitude in the interval between –500 and –100 ms was measured. In the other components, the latency and the amplitude at the maximum peak were measured. For both MP and Sr-MP the amplitude was measured with respect to the baseline, whereas in the reafferent potentials (RAP and Sr-RAP) the peak-to-peak amplitude was measured with respect to the previous component (MP to RAP and Sr-MP to Sr-RAP), as these were positive deflections whose maximum peak was below 0 μ V and measurement at the baseline may be confusing and uninformative.

The sLORETA/eLORETA software (Pascual-Marqui, 2002) was used to compare the distribution of current density among the three response categories in each of the MRCP components. Computations were made in a realistic head model (Fuchs et al., 2002), using the MNI152 template (Mazziotta et al., 2001), with the three-dimensional solution space restricted to cortical grey matter. The intracerebral volume is partitioned in 6239 voxels at 5 mm spatial resolution. Anatomical labels as Brodmann areas are reported with an appropriate correction from MNI to Talairach space (Brett et al., 2002). Thus, sLORETA/eLORETA images represent the electric activity at each voxel in neuroanatomic Talairach space (Talairach and Tournoux, 1988) as the squared standardized magnitude of the estimated current density. Pairwise comparisons were made between the current density values at each pair of the three response categories in each of the measured MRCP time intervals. Two intervals were compared in relation to the 1st-RP (from –1700 to –1100 ms and from –1100 to –500 ms) and one interval corresponding to the NS' (from –500 to –100 ms). For the other components and for each response category, intervals of 40 ms (± 20 ms with respect to the maximum peak for each component), measured independently for each subject, were compared.

2.5. Statistical analysis

In order to compare the RTs of the participants in the three response categories, repeated measures analysis of variance (ANOVA)

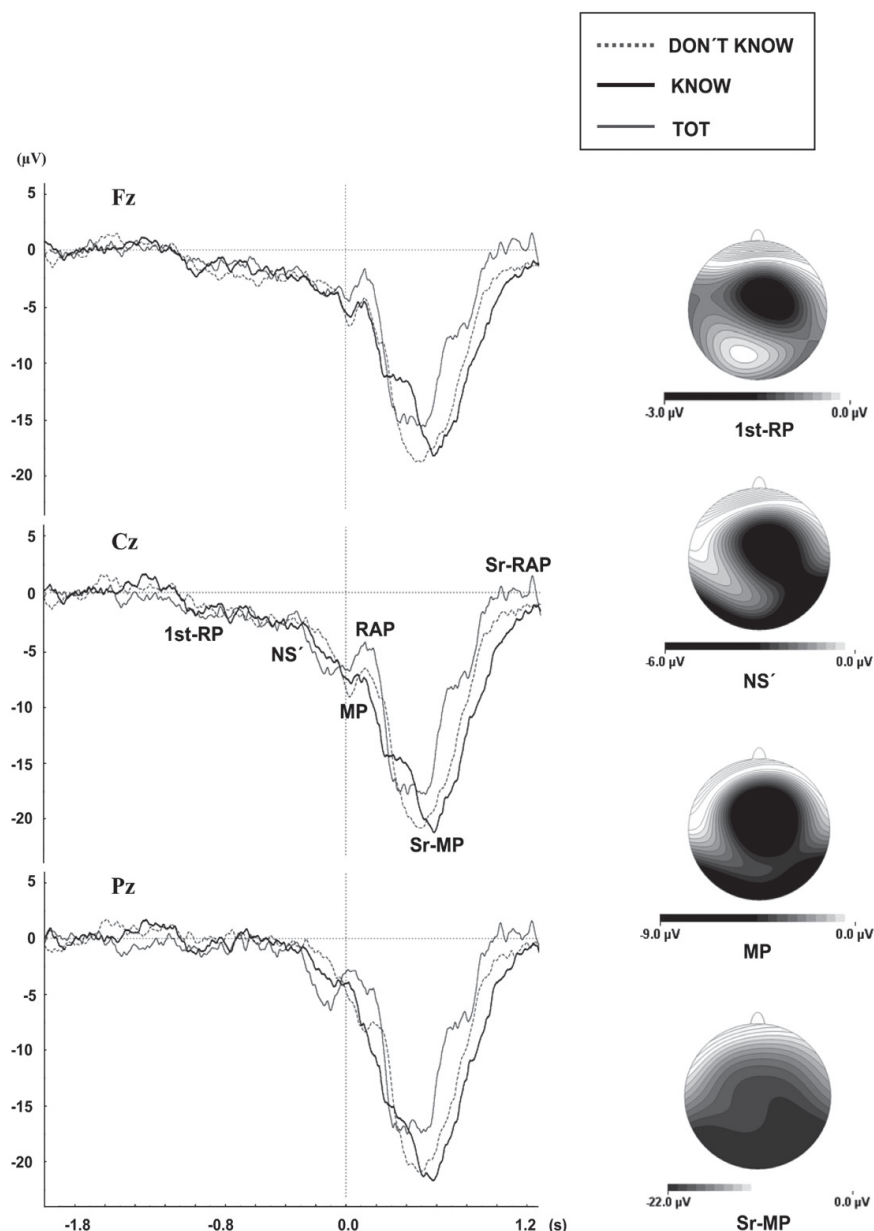


Fig. 1. Grand-averaged MRCP waveforms for the DONT KNOW, KNOW and TOT response categories at midline electrodes sites (1st-RP: first component of readiness potential; NS: negative slope; MP: motor potential; RAP: reafferent potential; Sr-MP: speech-related motor potential; Sr-RAP: speech-related reafferent potential) and voltage maps for 1st-RP, NS, MP and Sr-MP in KNOW response category.

was applied, with a within-subject factor: Response Category, with three levels (DONT KNOW, KNOW and TOT).

In order to evaluate the amplitude and latency of the MRCPs, two types of ANOVA were applied: 1) repeated measures ANOVA with three within-subject factors: Response Category (three levels: DONT KNOW, KNOW and TOT), Hemisphere (two levels: left and right) and Region (three levels: frontal lateral [FL: F7/F8], central lateral [CL: C3/C4],

parietal lateral [PL: P3/P4]); and, 2) repeated measures ANOVA with two within-subject factors: Response Category (three levels: DONT KNOW, KNOW and TOT) and Midline (three levels: Fz, Cz and Pz). When significant effects were detected by ANOVA, Tukey tests were applied for post-hoc comparison of the means. Statistical significance was considered at $p < .05$. The Greenhouse–Geisser correction was applied to the degrees of freedom when the condition of sphericity was not fulfilled.

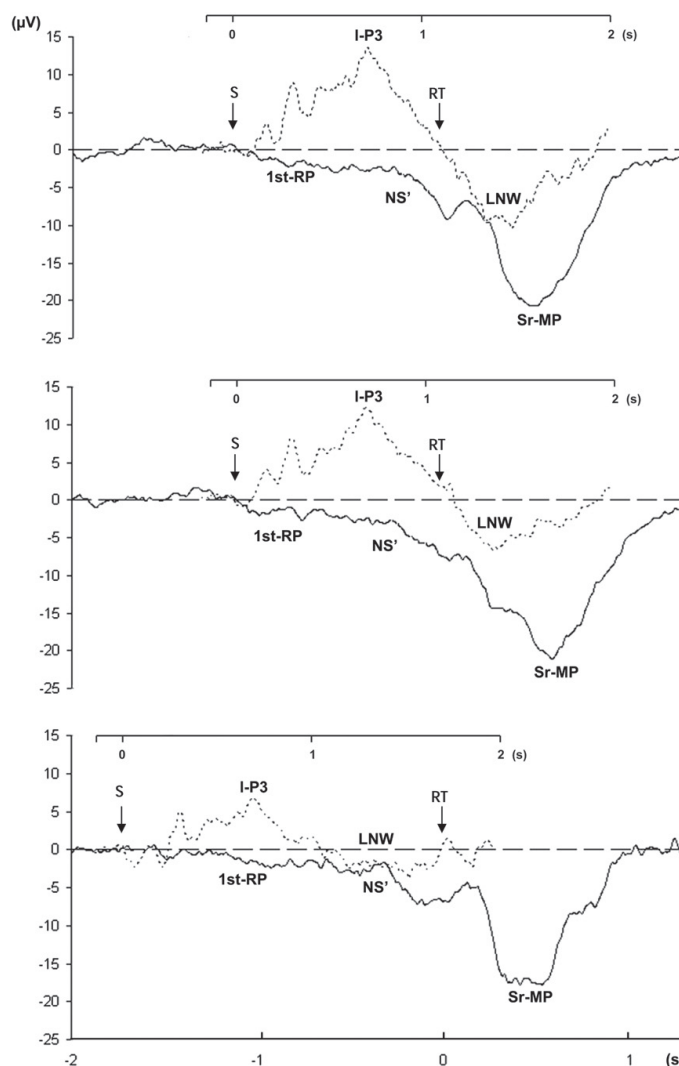


Fig. 2. Mixed plots of the grand-averaged ERP waveforms ($N = 14$) obtained by stimulus-onset average in Pz electrode site (dotted line) and by response-onset average in Cz electrode site (solid line) for the DON'T KNOW (top), KNOW (middle) and TOT (bottom) response categories (S: stimulus presentation; RT: reaction time; I-P3: late-P3; NS': negative slope; LNW: late negative wave; Sr-MP: speech-related motor potential).

The sLORETA/eLORETA software was used to perform voxel-by-voxel comparisons of the MRCs current density distribution. Non-parametric statistical analyses (Holmes et al., 1996; Mulert et al., 2001) were performed by use of a log- F -ratio statistic for paired samples.

3. Results

3.1. Performance

The mean percentage of responses was 42% for the KNOW category, 39% for DON'T KNOW, and 19% for TOT. The repeated measures ANOVA (Response Category) for the RTs showed significant differences among the response categories ($F(2,26) = 16$; $p < .001$), with the mean RT for the TOT category (1714 ms; SD: 708 ms) being

significantly longer than for the KNOW (1122 ms; SD: 340 ms) and DON'T KNOW categories (1136 ms; SD: 350 ms).

3.2. Movement related cortical potentials

Six components were identified in the grand averaged waveforms for the three response categories (Fig. 1). The 1st-RP was clearly appreciated in the averaged waveform from the 1100 ms prior to the manual response in DON'T KNOW and KNOW response categories, whereas in the TOT response category the negativity appeared to start at around 1700 ms before the manual response, but returned to baseline until approximately 1100 ms before the manual response, coinciding in time with the late-P3 ERP component (see Fig. 2). Therefore, two time intervals were analyzed taking into account the

reaction times in each response category. In the first interval analyzed (from 1700 to 1100 ms before the manual response) the maximum mean amplitude for the TOT category was registered at the Cz electrode ($-1.0 \mu\text{V}$; SD: $4.3 \mu\text{V}$), whereas for the DONT KNOW and KNOW response categories the values were positive. Neither the repeated measures ANOVA for lateral electrodes nor for midline electrodes showed any significant effect.

In the second interval (from 1100 to 500 ms prior to the manual response) the maximum mean amplitude for the three response categories was registered at the Cz electrode ($-2.6 \mu\text{V}$). Neither the repeated measures ANOVA for lateral electrodes nor for midline electrodes showed any significant effect.

The NS' was observed between the 500 and 100 ms prior to the manual response (Fig. 1), with the mean maximum amplitude at Cz ($-4.8 \mu\text{V}$). The only significant effect revealed by the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) was for Hemisphere factor ($F(1,13) = 4.3$; $p < .05$), with the mean amplitude in the interval being significantly larger for the right hemisphere ($-2.7 \mu\text{V}$) than for the left ($-1.6 \mu\text{V}$). The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) did not reveal any significant effect.

The MP reached its maximum amplitude with respect to the baseline at the Cz electrode ($-12.5 \mu\text{V}$), with a mean latency of 19 ms post-response at this location (Fig. 1). For MP amplitude, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) revealed a significant effect of Region factor ($F(2,26) = 13.1$; $\epsilon = .544$; $p < .001$), with the mean amplitude being significantly larger at CL ($-8.4 \mu\text{V}$) and PL ($-8.7 \mu\text{V}$) than at FL ($-2.39 \mu\text{V}$). No significant effects were observed for Response Category and Hemisphere factors or for the interaction among the factors. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) revealed a significant effect of Midline factor ($F(2,26) = 5.7$; $p < .01$), as the amplitude of this component was larger at the Cz electrode ($-12.5 \mu\text{V}$) than at the Fz ($-9.9 \mu\text{V}$) and Pz ($-9.2 \mu\text{V}$) electrodes (Cz > Fz and Pz). No significant effects were observed for Response Category or the interaction nor for MP latency in any of the ANOVAs carried out.

The RAP showed a mean latency of 120 ms at parietal lateral electrodes and at Cz (Fig. 1). The maximum amplitude was registered at Cz with a mean value of $8.5 \mu\text{V}$ measured relative to the previous peak (MP). As regards the RAP amplitude, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) only revealed significant differences for the Region factor ($F(2,26) = 4$; $p < .05$), as the amplitude was larger at CL ($7.37 \mu\text{V}$) than at FL ($6.27 \mu\text{V}$). No significant differences were observed for the other factors studied or their interaction. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) also revealed significant differences among Midline electrodes on the amplitude of the component ($F(2,26) = 9.3$; $p < .01$), so that the amplitude of RAP was significantly larger at Cz ($8.47 \mu\text{V}$) than at Fz ($7.53 \mu\text{V}$) and Pz ($6.8 \mu\text{V}$) (Cz > Fz and Pz). No significant effects of the Response Category factor or of the interaction between the two were observed. The repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) showed that Response Category factor had a significant effect on the latency of this component ($F(2,26) = 4.3$; $p < .05$), which was significantly shorter in KNOW and TOT (with latencies of 102 ms and 103 ms respectively) than in DONT KNOW (with latency of 160 ms). The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) also showed a significant effect of the Response Category factor on the latency of the component ($F(2,26) = 4.8$; $p < .05$), and this was significantly shorter for the KNOW (103 ms) and TOT (102 ms) response categories than for the DONT KNOW response category (159 ms).

The Sr-MP showed a mean latency of 470 ms after the manual motor response, at parietal electrodes, where the maximum amplitude was also reached, with a mean value of $-28 \mu\text{V}$ (Fig. 1). As regards the amplitude, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) revealed a significant effect of Region factor ($F(2,26) = 48.2$; $\epsilon = .529$; $p < .001$), with larger amplitudes at PL

($-29.5 \mu\text{V}$) than at CL ($-27.9 \mu\text{V}$) and FL ($-19.6 \mu\text{V}$) regions (PL > CL and FL). This ANOVA did not reveal any other significant effect for the amplitude of this component. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) showed a significant effect of Midline factor ($F(2,26) = 17.1$; $p < .001$), with significantly larger amplitudes at the Pz ($-29.54 \mu\text{V}$) and Cz electrodes ($-29.12 \mu\text{V}$) than at Fz ($-26 \mu\text{V}$) (Cz and Pz > Fz). No significant differences in the amplitude were observed for the Response Category factor or the interaction. As regards latency, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) revealed a significant effect of Response Category factor ($F(2,26) = 4.1$; $p < .05$), which was significantly shorter in TOT than in KNOW category (397 ms and 526 ms respectively). No significant differences in latency were observed for the other factors or for the interaction. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) also revealed a significant effect of Response Category factor ($F(2,26) = 4.2$; $p < .05$), as the latency was significantly shorter in TOT (397 ms) than in KNOW category (526 ms). This ANOVA did not reveal any significant effects of Midline factor nor of the interaction.

Finally, the Sr-RAP showed various deflections, more evident in the TOT response category, with a maximum peak close to 300 ms after the Sr-MP peak. It reached its maximum peak-to-peak amplitude and its shortest latency at parietal electrodes ($32.8 \mu\text{V}$ and 1015 ms, respectively). As regards the peak-to-peak amplitude of this component, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) showed a significant effect of Region factor ($F(2,26) = 107.2$; $\epsilon = .575$; $p < .001$), as the amplitude was significantly larger at the PL ($32.84 \mu\text{V}$) than at the CL ($30.77 \mu\text{V}$) and FL regions ($21.86 \mu\text{V}$), and larger at CL than at FL (PL > CL > FL). This ANOVA did not reveal any significant effects of the Response Category and Hemisphere factors nor their interaction. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) revealed the existence of a significant effect of Midline factor as regards the amplitude of this component ($F(2,26) = 68.2$; $\epsilon = .680$; $p < .05$), with a significantly larger amplitude at the Pz electrode ($32.88 \mu\text{V}$) than at the Cz ($31.77 \mu\text{V}$) and Fz electrodes ($28.18 \mu\text{V}$) and larger at Cz than at Fz (Pz > Cz > Fz). No significant differences were observed in the amplitude of this component for the Response Category factor or the interaction. As regards the latency, the repeated measures ANOVA (Response Category, Hemisphere and Region) revealed a significant effect of the Response Category factor ($F(2,26) = 4.7$; $p < .05$), as the latency of this component was significantly shorter in the TOT category (887 ms) than in the KNOW category (1104 ms). No significant effect was observed for Hemisphere and Region factors or for the interaction. The repeated measures ANOVA (Response Category and Midline) revealed a significant effect of the Response Category factor on the latency of Sr-RAP ($F(2,26) = 4.8$; $p < .05$), as the latency was significantly shorter in the TOT response category (885 ms) than in the KNOW category (1104 ms). No significant effect of Midline or of the interaction was observed for the latency of the component.

As regards the possible modulation of the MRCPs on the LNW component of Díaz et al. (2007), the mixed plots for each response category of the stimulus-onset and response-onset grand averaged waveforms are shown in Fig. 2. As can be seen, the maximum amplitude of the LNW was posterior to the late-P3 component for the three response categories. In the KNOW and DONT KNOW categories the peak amplitude of the LNW was posterior to the RT, whereas in TOT the maximum peak of the LNW was anterior to the RT. Taking into account that the RTs were significantly longer in TOT, the LNW in the TOT category appeared some 300 ms before the manual movement, and therefore in MRCP waveforms will coincide temporally with the interval in the NS' appears. In the KNOW and DONT KNOW categories, the LNW will occur posteriorly to the manual response, and will coincide temporarily in the MRCP waveforms with the interval corresponding with the Sr-MP component (see Fig. 2).

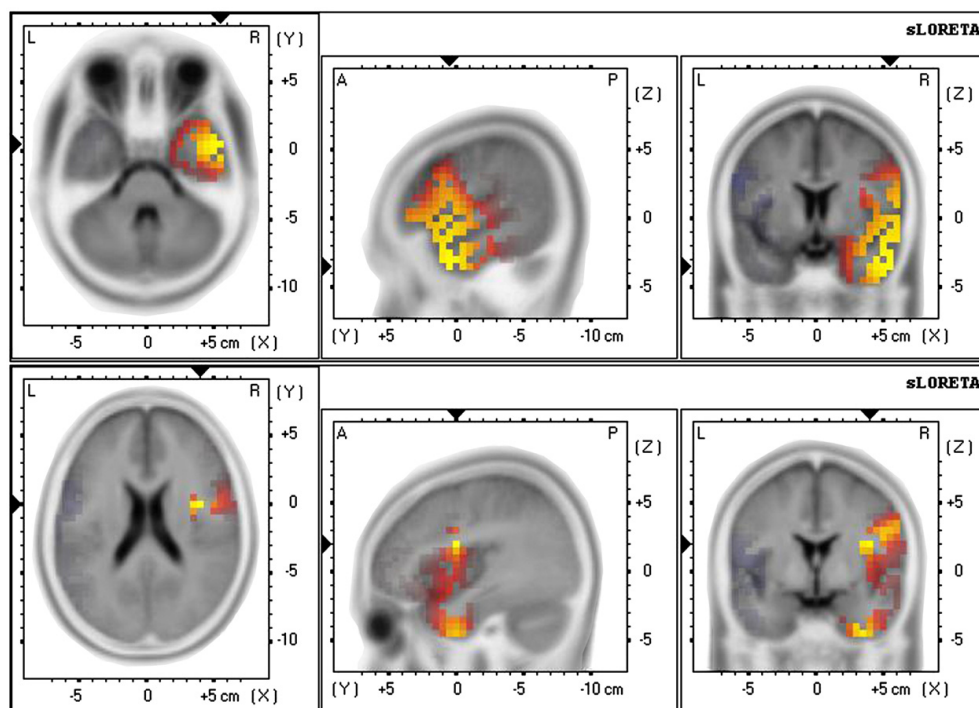


Fig. 3. Brain areas significantly more activated for speech-related motor potential in the KNOW response category than in the DON'T KNOW response category (top) and in the KNOW response category than in the TOT response category (bottom). Maxima are color coded as yellow.

3.3. sLORETA/eLORETA

In the comparisons among the three response categories (Fig. 3) significant differences in the Sr-MP interval between KNOW and DON'T KNOW and between KNOW and TOT were found. Significantly larger activation was observed in KNOW than in DON'T KNOW and in TOT categories ($p < .05$) in the lateral temporal region (Brodmann areas 20, 21, 22, 38 and 42), in the lateral prefrontal region (Brodmann areas 9, 44, 45 and 47), insula (Brodmann area 13) and precentral gyrus (Brodmann areas 6, 44 and 4), all in the right hemisphere.

4. Discussion

As regards the performance, the percentage of TOT responses (19%) was consistent with previous reports (Brennen et al., 1990; Díaz et al., 2007; Yarmey, 1973). The RT was significantly longer during the TOT category than in the other two categories, as observed in the study of Díaz et al. (2007) and in previous studies (Maril et al., 2001, 2005). In accordance with Díaz et al. (2007), we consider that the delay in the RTs in TOT reflects the unsuccessful attempt to retrieve the name. However, these behavioural parameters do not explain at what level of processing (stimulus processing, stimulus categorization, preparation or execution of the movements) the slowing down of the RT occurred in TOT.

In the study of Díaz et al. (2007), in which the ERPs time-locked to the stimulus presentation were analyzed in the same task, the slowing down of the RT in TOT condition was not caused by a delay in face processing, as reflected in the lack of differences in latency of the components P100, N170, P2, N2, and early-P3, nor by the time of stimulus classification, reflected in the lack of differences in latency of

late-P3 component, and must therefore be caused by slowing down of the preparation and/or the execution of the responses. Clarification of the latter was the first objective of the present study.

With this aim, the MRCPs time-locked to the RT in each response category were analyzed. Six MRCP components were found in the averaged waveforms of the three response categories: two prior to the manual response, the first component of RP (1st-RP) and the negative slope (NS'); one immediately after the manual response, the motor potential (MP); and three after the manual response, the manual refferent potential (RAP), and two components probably reflecting the verbal responses required in the task, the speech-related motor potential (Sr-MP), and the speech-related refferent potential (Sr-RAP).

As regards the 1st-RP component, in the mixed plots of the averaged ERP waveforms related to stimulus-onset and to response-onset (Fig. 2) it was observed that in the DON'T KNOW and KNOW response categories, the onset of the 1st-RP coincided with the time of stimulus presentation (1100 ms before the manual response), but in the TOT response category the 1st-RP only reached a continuous negative amplitude at about -1100 ms, at the time when the late-P3 component was observed in stimulus-onset average TOT waveform. Nevertheless, given that the properties of the stimuli were the same in the three response categories, the 1st-RP probably also began at the time of stimulus presentation in the TOT category, but returned to the baseline, as reflected by the lack of significant differences in the mean amplitude at the time interval between -1700 and -1100 ms among the response categories and in the brain areas activated.

The functional significance of the 1st-RP remains unclear but has been associated with a general state of anticipation or preparation (Gerloff et al., 1998), as an index of resource mobilization (McCallum,

1993) or intention to act (Libet et al., 1983). This component may be affected by multiple unconscious cognitive factors and appears not to depend on the part of the body executing the movement (Rektor, 2003).

Taking into account the functional significance of the 1st-RP, the data obtained for the first interval of this component probably indicate that the general mobilization of necessary resources to pre-programme the motor action is effective in the DON'T KNOW and KNOW categories from the moment of stimulus presentation, but that in the TOT state these mechanism may be interrupted until complete categorization of the stimulus (whose ERP correlate is the late-P3 component) takes place. This temporal blockage in the adequate development of the 1st-RP in TOT category may be due to the division of resources between the fruitless search for semantic and lexical-phonological information about the famous person and the motor programming in the TOT state. The influence of attentional factors on the 1st-RP has been clearly established and several studies have demonstrated that its amplitude diminished when subjects pay less attention to movement preparation (Wiese et al., 2004b). The 600 ms slowing in RT observed in the TOT response category with respect to the other two categories may therefore be due to the temporal interruption in the motor programming of the responses caused by the TOT state, until the categorization of the stimulus is completed.

As regards the second interval of the 1st-RP (from –1100 ms to the onset of NS'), when the preparation had clearly started for the three response categories, the maximum mean amplitude was observed at the Cz electrode, with a symmetrical distribution across the scalp for the three response categories, in accordance with the typical distribution of this component (Brunia and van Boxtel, 2000; Deecke et al., 1969). The lack of significant differences in mean amplitudes among response categories at this interval leads us to conclude that from the time of stimulus categorization in TOT, the three response categories were similar in terms of the general state of anticipation necessary to prepare the motor resources.

The Negative Slope (NS') reached maximum amplitude at central electrodes (C3, C4 and Cz), in accordance with the findings of previous studies (Deecke et al., 1976; Shibasaki et al., 1980; Tarkka and Hallett, 1990). The mean amplitude of this component was significantly larger at the right than at the left electrodes. Such lateralization is consistent with the greater number of responses given with the left hand, associated with the KNOW and TOT (61%) categories, in comparison with the lower number of responses made with the right hand, associated with the DON'T KNOW category (39%).

The NS' has been suggested to be associated with voluntary choice and the endogenous urge to act (Rektor, 2003); its distribution depends on the part of the body executing the movement (Boschert and Deecke, 1986) and is affected by features of the movement itself, like precision, discreteness or complexity of the movements (Shibasaki and Hallett, 2006). Thus, the NS' appears to reflect preparation for the specific motor program that will be performed. No differences between categories were found in this component in the present study, probably because the properties of the movements in the three categories were similar at this level (finger movement). The inter-hemispheric asymmetry found in this study is consistent with the important effect of the part of the body that performs the movement on this component.

The Motor Potential (MP) for all three response categories showed larger amplitudes at the electrode contralateral to the hand that made the movement (C3 for DON'T KNOW and C4 for KNOW and TOT). These results are consistent with the typical topographical and contralateral distribution of the MP described in the relevant literature regarding manual movements (Deecke et al., 1969; Shibasaki et al., 1980; Tarkka and Hallett, 1990). The latency of MP was shorter (although not significantly) in the KNOW and TOT response categories than in the DON'T KNOW response category. In the present study the manual response for the KNOW and TOT categories was made with the left

hand, while the response for the DON'T KNOW category was made with the right hand—the dominant hand in all participants. This result is consistent with the data obtained in a study of Tarkka and Hallett (1990), in which longer latency of the MP was observed for the movements executed with the dominant hand than for the movements executed with the non dominant hand.

The positive component following the MP corresponded to the RAP described by other authors, and reached its maximum amplitude at central electrodes, in accordance with the $P+90$ and $N+160$ components described by Shibasaki et al. (1980). Given that the task required a verbal response immediately after the manual response, there may be a partial overlap between the RAP and the subsequent large negative component (Sr-MP), and therefore the RAP may not be completely developed. The latency of the RAP was significantly shorter in the KNOW and TOT categories than in the DON'T KNOW category, both at lateral and midline locations. The RAP is considered a correlate of the somatosensory information that reaches the motor cortex after movement (Bötzel et al., 1997), and therefore it may be expected that the observed delay in the latency of MP related to movement of the dominant hand is consolidated in RAP, as observed in the present study.

The shorter latency in the MP and RAP potentials when the movements are executed with the non-dominant hand may be tentatively attributed to the fact that the neural network that participates in genesis of these potentials is simpler for the non dominant hemisphere, and/or that the inhibitory effects on the neural network are weaker than in the dominant hemisphere. Nevertheless, these interpretations should be taken cautiously given that the manual responses were not balanced across participants and more research is necessary to check these hypotheses.

The two large components found after manual RAP are probably the electrophysiological correlates of verbal responses execution. Although we did not have a reliable trigger of the onset of the verbal responses, we believe that these components are the speech-related motor potential and reafferent potential, as the verbal responses were executed immediately after the manual response. Nevertheless, the lack of trigger for the vocal response did not allow us to determine the exact onset of the verbal response, therefore a jitter effect on the speech-related components, which may have affected the amplitude of these potentials, cannot be ruled out. Both components showed shorter latencies at Cz and the parietal region, where maximum amplitude values were also reached, whereas at the frontal electrodes, significantly smaller amplitudes and longer latencies were recorded. These data, along with the replication among categories, rule out the possibility that these components will be affected by muscular artifacts associated with the speech movements, as in this case larger amplitudes at the periphery of the EEG electrode array (frontal lateral sites) would be expected owing to their proximity to the orofacial muscles (Tremblay et al., 2008), rather than at centroparietal electrodes of the midline—where Brooker and Donald (1980) did not find any type of contamination. Although the topographical distribution of Sr-MP was predominantly central-parietal, it was widespread, an aspect that along with its large amplitude appears to reflect the activation of several brain areas and the use of numerous processing resources. The Sr-RAP peaked close to 300 ms after the Sr-MP in accordance with the $P+300$ component of Shibasaki et al. (1980).

Significant differences among response categories in the latencies of the two speech-related components were observed, at both the lateral and the midline electrodes; the latencies were shorter in TOT than in KNOW and there were no differences between TOT and DON'T KNOW. Taking into account that in TOT the effective preparation of the movement began later than in the other two response categories, this difference in latency cannot be attributed to differences in available preparation time, nor to differences in the phonetic properties of the utterances because these properties are reflected in the amplitude of speech-related MRCPs (Levy, 1977; Wohler, 1993).

Therefore, we consider that these differences may be due to the effect that the different cognitive demand among the response categories has on the Sr-MP; thus, the greater cognitive demand in the KNOW category than in the other two categories may explain the observed delay in the latency of Sr-MP. In the KNOW response category, the participant has to say the name of the person, which differs for each photograph; this involves gaining access to the semantic lexicon to retrieve a specific name and surname, and also gaining access to the phonological pattern to construct the phonetic plan that will be articulated. In contrast, in the TOT category, the linguistic process is simpler, as the same phonetic pattern is retrieved ("Can't remember"), which may remain active in the working memory during the whole task. Consistently, the arrival of information at somatosensorial areas (Sr-RAP) is also delayed in KNOW with respect to TOT.

In the KNOW category the delay between classification of the stimulus and the maximum peak of Sr-MP lasted approximately 900 ms. For common names the production processes may take around 600 ms, in accordance with the meta-analysis of Indefrey and Levelt (2004). In the present study the participants had to produce proper names and the greater difficulty in retrieval of proper names than in retrieval of common names is well established in the literature (for a revision see Valentine et al., 1996), as they are pure referring expressions without describing any attributes of the corresponding entity. This greater difficulty is reflected in the longer RTs found for retrieval of proper names (Proverbio et al., 2001).

It therefore appears that the TOT category modulates the latency of the speech MRCs, not via the conflict that the TOT state generates, but rather via the lower cognitive demand associated with repeated verbalization of the same formula.

As regards the sLORETA/eLORETA analysis, differences between KNOW category and DON'T KNOW and TOT categories were found in the time interval corresponding to the speech-related motor potential. These differences revealed greater activation in right lateral temporal and prefrontal regions, right insula and right precentral gyrus in the KNOW category than in the other two categories. In addition, no differences were observed in the activation of areas in the left hemisphere. These results are consistent with the important role of the right hemisphere in the retrieval and naming of famous people names, as can be seen in several case study reports that have shown that focal right temporal lobe damage can result in impairment of the three levels of face processing: recognition, semantic identification and naming (Ellis et al., 1989; Evans et al., 1995; Seidenberg et al., 2002; Semenza et al., 1995). In addition, the greater activation in the lateral prefrontal region may reflect maintenance mechanisms associated with the name retrieved in the working memory and access to episodic information in KNOW (Tsukiura et al., 2002; Tulving et al., 1994). Activation of the right premotor region was observed by Kemeny et al. (2006) during the articulation phase in a picture naming fMRI study. The lack of differences in areas of the left hemisphere probably reflects the fact that in the three categories the areas associated with phonetic coding and articulation can be activated in the same way because the three categories require similar mechanisms. Therefore, the greater activation of the right hemisphere in KNOW may be essential to the success in retrieval and naming of proper names.

The final objective of this study was to determine the possible modulation by the MRCs on the LNW component obtained in the study of Díaz et al. (2007), in which a difference among response categories in the amplitude of the LNW was observed—minimal in TOT, intermediate in KNOW and maximal in DON'T KNOW, and significantly larger in DON'T KNOW than in TOT. This finding was attributed to the amount of processing-related resources that were released at the end of the stimulus epoch (complete closure and release of resources in DON'T KNOW, complete closure and incomplete release in KNOW, and incomplete closure and maintenance of

processing-related resources in the search for the name in TOT). As a result, it was concluded that the LNW may be a correlate of the mechanism of review of categorization of the stimulus and of the selected and/or emitted response.

Taking into account the mixed plots of both averaged waveforms, the maximum amplitude of the LNW was posterior to the stimulus categorization in the three response categories (late-P3 component). However, in the KNOW and DON'T KNOW response categories, it was posterior to the RT, whereas in TOT it was anterior to the RT. Therefore, the LNW took place in the TOT category at the time when NS' appears, but in the KNOW and DON'T KNOW categories, it occurred posteriorly to the manual response and coincided with the interval corresponding with the Sr-MP component (see Fig. 2). This differential overlapping of LNW with the MRC components may imply differential modulation of the LNW amplitude by these components. Therefore, the differences in LNW amplitude among the three response categories were probably not only caused by the amount of processing-related resources that were released at the end of the stimulus epoch, but also by the larger amplitude of the Sr-MP with respect to NS'.

The present data do not contradict the functional explanation provided by Díaz et al. (2007) for the LNW, since in TOT this may reflect review of the categorization of the stimulus and the response selected, at the moment when the preparation of manual motor program starts (NS'), and in KNOW and DON'T KNOW, review of the categorization of the stimulus and the manual response emitted, at the moment that the verbal response is going to take place.

5. Conclusions

In summary, the MRCs recorded while participants carried out a complex face-naming task, which involved the preparation and sequential execution of two types of movements (manual and verbal), showed morphological characteristics consistent with the MRCs reported in previous studies employing simpler tasks.

We evaluated the MRCs in three different response categories, i.e. tip of the tongue state (TOT), successful name retrieval (KNOW) and not knowing the name (DON'T KNOW). The temporal blockage in the adequate development of the 1st-RP in the TOT state may explain the slower RT observed in this response category than in the KNOW and DON'T KNOW response categories. This blockage may be due to the division of processing resources between the fruitless search for information about the famous person and the motor programming.

The specific components associated with the verbal responses (Sr-MP and Sr-RAP) showed a longer latency in KNOW than in TOT response category, which may be due to the higher cognitive demands of the verbal response in KNOW. In addition, in the time interval corresponding to the Sr-MP component, a network of areas in the right hemisphere (related with the success in the proper retrieval and naming) showed greater activation in the KNOW than in the TOT response category, probably reflecting that the right hemisphere plays a critical role in the process of naming of famous faces.

Finally, the data showed that the gradual difference shown by the LNW amplitude (DON'T KNOW > KNOW > TOT) may not only reflect the amount of processing-related resources that were released at the end of the stimulus epoch (Díaz et al., 2007), but also the differential modulatory effect of the MRCs on the LNW amplitude in TOT with respect to KNOW and DON'T KNOW response categories.

Acknowledgements

This work was supported by funds from the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología (BSO2002-03122), the Ministerio de Educación y Cultura (SEF2007-67964-C02-02), and the Galician Consellería de Innovación e Industria (PGIDIT07PXIB211018PR). We thank Dr. Santiago Galdo-Álvarez for his helpful comments and support with the sLORETA/eLORETA software.

References

- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., McCarthy, G., 1996. Electrophysiological studies of face perception in humans. *J. Cogn. Neurosci.* 8, 551–565.
- Bentin, S., Deouell, L.Y., 2000. Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cogn. Neuropsychol.* 17, 35–54.
- Boschert, J., Deecke, L., 1986. Cerebral potentials preceding voluntary toe, knee and hip movements and their vectors in human precentral gyrus. *Brain Res.* 376, 175–179.
- Bötzel, K., Ecker, C., Schulze, S., 1997. Topography and dipole analysis of reafferent electrical brain activity following the Bereitschaftspotential. *Exp. Brain Res.* 114, 352–361.
- Brennen, T., Baguley, T., Bright, J., Bruce, V., 1990. Resolving semantically induced tip-of-the-tongue states for proper nouns. *Mem. Cognit.* 18, 339–347.
- Brett, M., Johnsrude, I.S., Owen, A.M., 2002. The problem of functional localization in the human brain. *Nat. Rev. Neurosci.* 3, 243–249.
- Brooker, B.H., Donald, M.W., 1980. Contribution of the speech musculature to apparent human EEG asymmetries prior to vocalization. *Brain Lang.* 9, 226–245.
- Brown, R., McNeill, D., 1966. The “tip of the tongue”. *J. Verb. Learn. Verb. Behav.* 5, 325–337.
- Brunia, C.H.M., van Boxtel, G.J., 2000. Motor preparation. In: Cacioppo, J.T., Tassinari, L.G., Bernston, G.G. (Eds.), *Handbook of Psychophysiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 507–532.
- Burke, D.M., MacKay, D.G., Worthley, J.S., Wade, E., 1991. On the tip of the tongue: what causes word finding failures in young and older adults? *J. Mem. Lang.* 30, 542–579.
- Deecke, L., Engel, M., Lang, W., Kornhuber, H.H., 1986. Bereitschaftspotential preceding speech after holding breath. *Exp. Brain Res.* 65, 219–223.
- Deecke, L., Scheid, P., Kornhuber, H.H., 1969. Distribution of readiness potential, pre-motor positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movement. *Exp. Brain Res.* 7, 158–168.
- Deecke, L., Grözinger, B., Kornhuber, H.H., 1976. Voluntary finger movement in man—cerebral potentials and theory. *Biol. Cybern.* 23, 99–119.
- Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., Juncos-Rabadán, O., 2007. An event-related potentials study of face identification and naming: the tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology* 44, 50–68.
- Dirnberger, G., Reumann, M., Endl, W., Lindinger, G., Lang, W., Rothwell, J.C., 2000. Dissociation of motor preparation from memory and attentional processes using movement-related cortical potentials. *Exp. Brain Res.* 135, 231–240.
- Eimer, M., 2000. Event-related brain potentials distinguish processing stages involved in face perception and recognition. *Clin. Neurophysiol.* 111, 694–705.
- Ellis, A.W., Young, A.W., Critchley, E.M.R., 1989. Loss of memory for people following temporal-lobe damage. *Brain* 112, 1469–1483.
- Evans, J.J., Hegg, A.J., Antoun, N., Hodges, J.R., 1995. Progressive prosopagnosia associated with selective right temporal-lobe atrophy: a new syndrome. *Brain* 118, 1–13.
- Freude, G.R., Ullsperger, P., Kruger, H., Pietschmann, M., 1988. The Bereitschaftspotential in preparation to mental activities. *Int. J. Psychophysiol.* 6, 291–297.
- Fuchs, M., Kastner, J., Wagner, M., Hawes, S., Ebersole, J.S., 2002. A standardized boundary element method volume conductor model. *Clin. Neurophysiol.* 113, 702–712.
- Gerloff, C., Richard, J., Hadley, J., Schulman, A.E., Honda, M., Hallett, M., 1998. Functional coupling and regional activation of human cortical motor areas during simple, internally paced and externally paced finger movements. *Brain* 121, 1513–1531.
- Grabow, J.D., Elliott, F.W., 1974. Electrophysiologic assessment of hemispheric asymmetries during speech. *J. Speech Hear. Res.* 17, 64–72.
- Gratton, G., Coles, M.G.H., Donchin, E., 1983. A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 55, 468–484.
- Grözinger, B., Kornhuber, H.H., Kriebel, J., 1975. Methodological problems in investigation of cerebral potentials preceding speech: determining onset and suppressing artifacts caused by speech. *Neuropsychologia* 13, 263–270.
- Grözinger, B., Kornhuber, H.H., Kriebel, J., 1977. Human cerebral potentials preceding speech production, phonation, and movements of the mouth and tongue, with reference to respiratory and extracerebral potentials. In: Desmedt, J.E. (Ed.), *Language and Hemispheric Lateralization in Man: Cerebral ERPs*, Karger, Basel, pp. 87–103.
- Henson, R.N.A., Rugg, M.D., 2003. Neural response suppression, haemodynamic repetition effects, and behavioural priming. *Neuropsychologia* 41, 263–270.
- Henson, R.N., Cansino, S., Herron, J.E., Robb, W.G., Rugg, M.D., 2003. A familiarity signal in human anterior medial temporal cortex? *Hippocampus* 13, 301–304.
- Holmes, A.P., Blair, R.C., Watson, J.D.G., Ford, I., 1996. Nonparametric analysis of statistic images from functional mapping experiments. *J. Cereb. Blood Flow Metab.* 16, 7–22.
- Huddy, V., Schweinberger, S.R., Jentsch, I., Burton, A.M., 2003. Matching faces for semantic information and names: an event-related brain potentials study. *Cogn. Brain Res.* 17, 314–326.
- Indefrey, P., Levelt, W.J.M., 2004. The spatial and temporal signatures of word production components. *Cognition* 92, 101–144.
- Jahanshahi, M., Hallett, M., 2003. The Bereitschaftspotential: what does it measure and where does it come from? In: Jahanshahi, M., Hallett, M. (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related Cortical Potentials*. Kluwer Academics / Plenum Publishers, New York, pp. 1–17.
- Kemeny, S., Xu, J., Park, G.H., Hosey, L.A., Wettig, C.M., Braun, A.R., 2006. Temporal dissociation of early lexical access and articulation using a delayed naming task: an fMRI study. *Cereb. Cortex* 16, 587–595.
- Kornhuber, H.H., Deecke, L., 1965. Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere* 284, 1–17.
- Levy, R.S., 1977. The question of the electrophysiological asymmetries preceding speech. In: Whitaker, H., Whitaker, H.A. (Eds.), *Studies in Neurolinguistics*. Academic Press, New York, pp. 287–318.
- Libet, B., Gleason, C.A., Wright, E.W., Pearl, D.K., 1983. Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness potential). *Brain* 106, 623–642.
- Maril, A., Wagner, A.D., Schacter, D.L., 2001. On the tip of the tongue: an event-related fMRI study of semantic retrieval failure and cognitive conflict. *Neuron* 31, 653–660.
- Maril, A., Simons, J.S., Weaver, J.J., Schacter, D.L., 2005. Graded recall success: an event-related fMRI comparison of tip of the tongue and feeling of knowing. *Neuroimage* 24, 1130–1138.
- Mazziotta, J., Toga, A., Evans, A., Fox, P., Lancaster, J., Zilles, K., Woods, R., Paus, T., Simpson, G., Pike, B., Holmes, C., Collins, L., Thompson, P., MacDonald, D., Iacoboni, M., Schormann, T., Amunts, K., Palomero-Gallagher, N., Geyer, S., Parsons, L., Narr, K., Kabani, N., Le Goualher, G., Boomsma, D., Cannon, T., Kawashima, R., Mazoyer, B., 2001. A probabilistic atlas and reference system for the human brain: International Consortium for Brain Mapping (ICBM). *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B Biol. Sci.* 356, 1293–1322.
- McAdam, D.W., Whitaker, H.A., 1971. Language production: electroencephalographic localization in normal human brain. *Science* 172, 499–502.
- McCallum, W.C., 1993. Human slow potential research: a review. In: McCallum, W.C., Curry, S.H. (Eds.), *Slow Potential Changes in the Human Brain*. Plenum Press, New York, pp. 1–11.
- Milivojevic, B., Clapp, W.C., Johnson, B.W., Corballis, M.C., 2003. Turn that frown upside down: ERP effects of thatcherization of misoriented faces. *Psychophysiology* 40, 967–978.
- Mulert, C., Gallinat, J., Pascual-Marqui, R., Dorn, H., Frick, K., Schlattmann, P., Mientus, S., Herrmann, W.M., Winterer, G., 2001. Reduced event-related current density in the anterior cingulate cortex in schizophrenia. *Neuroimage* 13, 589–600.
- Pascual-Marqui, R.D., 2002. Standardized low resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods Find. Exp. Clin. Pharmacol.* 24D, 5–12.
- Pfütze, E.M., Sommer, W., Schweinberger, S.R., 2002. Age-related slowing in face and name recognition: evidence from event-related brain potentials. *Psychol. Aging* 17, 140–160.
- Praamstra, P., Stegeman, D.F., Horstink, M.W.I.M., Brunia, C.H.M., Cools, A.R., 1995. Movement-related potentials preceding voluntary movement are modulated by the mode of movement selection. *Exp. Brain Res.* 103, 429–439.
- Praamstra, P., Cools, A.R., Stegeman, D.F., Horstink, M.W.I.M., 1996. Movement-related potentials measures of different modes of movement selection in Parkinson's disease. *J. Neurol. Sci.* 140, 67–74.
- Proverbio, A.M., Lilli, S., Semenza, C., Zani, A., 2001. ERP indexes of functional differences in brain activation during proper and common names retrieval. *Neuropsychologia* 39, 815–827.
- Rahman, R.A., Sommer, W., Schweinberger, S.R., 2002. Brain-potential evidence for the time course of access to biographical facts and names of familiar persons. *J. Exp. Psychol. Learn. Mem. Cogn.* 28, 366–373.
- Rektor, I., 2003. Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects. In: Jahanshahi, M., Hallett, M. (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related Cortical Potentials*. Kluwer Academics / Plenum Publishers, New York, pp. 61–77.
- Schweinberger, S.R., Pickering, E.C., Jentsch, I., Burton, A.M., Kaufmann, J.M., 2002. Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Cognit. Brain Res.* 14, 398–409.
- Seidenberg, M., Griffith, R., Sabsevitz, D., Moran, M., Haltiner, A., Bell, B., Swanson, S., Hammeke, T., Hermann, B., 2002. Recognition and identification of famous faces in patients with unilateral temporal lobe epilepsy. *Neuropsychologia* 40, 446–456.
- Semenza, C., Mondini, S., Zettin, M., 1995. The anatomical basis of proper name anomia. *Neurocase* 1, 183–188.
- Shibasaki, H., Hallett, M., 2006. What is the Bereitschaftspotential? *Clin. Neurophysiol.* 117, 2341–2356.
- Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E., Halliday, A.M., 1980. Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 49, 213–226.
- Talairach, J., Tournoux, P., 1988. *Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: Three-dimensional Proportional System*. Georg Thieme, Stuttgart.
- Tarkka, I.M., 2001. Cerebral sources of electrical potentials related to human vocalization and mouth movement. *Neurosci. Lett.* 298, 203–206.
- Tarkka, I.M., Hallett, M., 1990. Cortical topography of premotor and motor potentials preceding self-paced, voluntary movement of dominant and non-dominant hands. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 75, 36–43.
- Tremblay, P., Shiller, D.M., Gracco, V.L., 2008. On the time-course and frequency selectivity of the EEG for different modes of response selection: evidence from speech production and keyboard pressing. *Clin. Neurophysiol.* 119, 88–99.
- Tsukiura, T., Fujii, T., Fukatsu, R., Otsuki, T., Okuda, J., Umetsu, A., Suzuki, K., Tabuchi, M., Yanagawa, I., Nagasaka, T., Kawashima, R., Fukuda, H., Takahashi, S., Yamadori, A., 2002. Neural basis of the retrieval of people's names: evidence from brain-damaged patients and fMRI. *J. Cogn. Neurosci.* 14, 922–937.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F.I., Moscovitch, M., Houle, S., 1994. Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91, 2016–2020.
- Valentine, T., Brennen, T., Brédart, S., 1996. *The cognitive psychology of proper names. On the Importance of being Ernest*. Routledge, London.
- Wiese, H., Stude, P., Nebel, K., Osenberg, D., Völzke, V., Ischebeck, W., Stolke, D., Diener, H.C., Keidel, M., 2004a. Impaired movement-related potentials in acute frontal traumatic brain injury. *Clin. Neurophysiol.* 115, 289–298.

- Wiese, H., Stude, P., Nebel, K., Osenberg, D., Völzke, V., Ischebeck, W., Stolke, D., Diener, H.C., Keidel, M., 2004b. Recovery of movement-related potentials in the temporal course after prefrontal traumatic brain injury: a follow-up study. *Clin. Neurophysiol.* 115, 2677–2692.
- Wohlert, A.B., 1993. Event-related brain potentials preceding speech and nonspeech oral movements of varying complexity. *J. Speech Hear. Res.* 36, 897–905.
- Wohlert, A.B., Larson, C.R., 1991. Cerebral averaged potentials preceding oral movement. *J. Speech Hear. Res.* 34, 1387–1396.
- Yarmey, A.D., 1973. I recognize your face but I can't remember your name: further evidence on the tip-of-the-tongue phenomenon. *Mem. Cognit.* 1, 287–290.

Estudio 1.2. The effect of aging on movement related cortical potentials during a face naming task.

El segundo trabajo que configura la Tesis se centró en evaluar el efecto de la edad sobre los potenciales cerebrales relacionados con el movimiento (MRCPs) en la tarea de denominación de caras utilizada en el estudio 1.1, mediante la comparación de las tres categorías de respuesta: categoría TOT, categoría KNOW y categoría DON'T KNOW.

El objetivo principal de este estudio fue averiguar cuál podría ser la causa del enlentecimiento conductual observado en estudios previos sobre denominación de caras en participantes de edad avanzada. El primer componente del potencial de preparación (1st-RP) mostró mayor amplitud y duración en los participantes de mayor edad, especialmente en la categoría TOT, lo que se interpretó como la causa de los mayores RTs observados en la muestra de personas mayores.

El artículo, que aparece a continuación, fue publicado en *International Journal of Psychophysiology* en noviembre de 2010.



Contents lists available at ScienceDirect

International Journal of Psychophysiology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ijpsycho

The effect of aging on movement related cortical potentials during a face naming task

Ana Buján, Mónica Lindín, Fernando Díaz *

Laboratorio de Psicofisiología e Neurociencia Cognitiva, Facultad de Psicología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Galiza, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 November 2009

Received in revised form 22 July 2010

Accepted 23 July 2010

Available online 10 August 2010

Keywords:

Movement related cortical potentials

Aging

Face naming task

Complex choice-reaction time paradigm

ABSTRACT

In the present study a face naming reaction time task was employed in order to evaluate the effect of age on performance and on movement related cortical potentials (MRCPs). In addition, the effect of three response categories with different cognitive demands (DON'T KNOW–don't know the name–, KNOW–correct naming– and TOT–tip-of-the-tongue state) on performance and on MRCPs in a sample of older adults was evaluated. The same MRCPs found in a previous study in a sample of young adults were identified in older adults. The results indicated that older participants were generally slower at providing responses than young adults, and that both age groups showed longer reaction time in TOT than in DON'T KNOW and KNOW categories. The first component of readiness potential (1st-RP) showed larger amplitude and longer duration in older than in young adults, especially in the TOT category, which would explain the generally slower responses provided by older participants. In addition, in older adults, the 1st-RP was larger in TOT than in the DON'T KNOW category, but a slope reduction and stabilization were observed in TOT from the more demanding stages of stimulus processing. These results may reflect a lengthening in the preparation period in the TOT category, which probably explains the behavioural slowing in this category. The data of the present study suggest differences in the allocation of processing resources between groups, indicating that the sensorimotor performance should be compromised more in older than in young adults in tasks with high cognitive load.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

It was found that the aging process is associated with neural changes that underlie deficits in perceptual, cognitive and motor abilities observed in the elderly (Armsten, 1998; Cabeza, 2001; Raz, 2000). Although perceptual and cognitive domains have been widely studied, much less is known about age-related changes in brain activity during motor programming and how aging-related behavioural slowing is influenced by such changes.

Cortical motor programming is a stage of information processing during which a movement is planned, structured and activated once the movement parameters have been identified and coded (Labyt et al., 2004). The cortical activity related to motor programming can be studied through changes in movement related cortical potentials (MRCPs). Since the discovery of the *Bereitschaftspotential* (BP) (Kornhuber and Deecke, 1965) or *readiness potential* (RP), four MRCP components were typically described: the first part of the RP (named 1st-RP in the present study), which has been associated with a general state of preparation (Gerloff et al., 1998) or considered as an index of resource mobilization (McCallum, 1993); the second part of the RP or the negative slope (named NS' in the present study), which has been related to the voluntary choice and the endogenous urge to

act (Rektor, 2003) and to the specification of movement parameters dependent on the external context (Kirsch et al., 2010); the motor potential (MP) and the reafferent potential (RAP), that have been considered as correlates of the beginning of motor cortex activity and feedback mechanisms, respectively (Bötzel et al., 1997; Kornhuber and Deecke, 1965; Shibasaki et al., 1980) (for a complete revision, see Shibasaki and Hallett, 2006).

The most frequently used paradigm for studying motor cortical programming has consisted of asking participants to perform repetitive self-paced and self-initiated movements; this is known as the BP paradigm. In this paradigm the nature of the movement is predetermined, which may lead to rather automatic performance of the movements across trials (Jahanshahi and Hallett, 2003) as the motor program is already available and consequently the RP recorded under this type of paradigm does not reflect aspects of movement programming (Lang, 2003).

The BP paradigm has been used in very few studies to investigate the effect of aging on MRCPs and the results are inconsistent. In some studies it was found that the amplitude of the 1st-RP was smaller in older than in young adults (Deecke, 1980; Feve et al., 1991); others found longer latency in older than in young adults in the complete RP (Feve et al., 1991; Ishizuka et al., 1996), and yet others did not find any differences between young and older adults (Loveless, 1980; Singh et al., 1990).

It has been established that the RP can also be recorded prior to sequential button pressing (Cunnington et al., 1995) or when a

* Corresponding author. Tel.: +34 981563100 13800; fax: +34 981528071.

E-mail address: fernando.diaz@usc.es (F. Díaz).

movement must be selected from among a set of possible responses (Praagstra et al., 1996). Motor programming can also be studied in reaction time (RT) tasks, in which movements are triggered by external stimulation. In a visual and auditory choice-RT task in which subjects had to respond to a series of letters with a predefined finger, Falkenstein et al. (2006) observed longer RTs, and larger and more widely extended MRCPs across the scalp in older than in young individuals.

Some studies have demonstrated that the RP not only reflects changes in the motor activity itself, but also depends on other factors that influence the level of central nervous activation in preparation for motor activities (anticipation, attention, intention, motivation, effort or timing) (Dirnberger et al., 2000; Freude et al., 1988; Freude and Ullsperger, 1987; McAdam and Rubin, 1971). Most of the tasks used to study MRCPs were simple motor tasks and few studies have explored the contribution of complex cognitive processes to RP, or to MRCPs in general. In a previous study, MRCPs were analyzed in a sample of young adults carrying out a face naming choice-RT task (Buján et al., 2009). The task generated three types of responses with different cognitive demands, but requiring similar sequential movements (a manual response with the right or left index finger followed by a verbal response). The three response categories in the task were: 1) DON'T KNOW: the participants did not know the name and said "Don't know"; 2) KNOW: the participants knew the name and stated it correctly, and 3) TOT (tip-of-the-tongue-state): the participants were sure they knew the name but could not retrieve it and said "Can't remember". This complex choice-RT task enabled identification, in young adults, of manual- and speech-related movement components, observation of the temporal relationships between stimulus-locked and response-locked averages and determination of how the differences in the cognitive load of the three response categories can affect the motor programming reflected by MRCPs. In the present study, we analyzed the MRCPs produced in a sample of older participants during the execution of the same task used in the previous study (Buján et al., 2009).

It is well known that aging is related to slowed performance in RT paradigms, but the typical pattern found, referred to as "the complexity effect", is that the slowing is not constant across tasks but increases with increasing task complexity (for a review, see Salthouse, 2000). Indeed, some studies have shown a stronger interdependence between cognitive and sensorimotor processes with advancing age, reflecting poorer motor performance in older adults when a cognitive load is added (Band and Kok, 2000; Li and Lindenberger, 2002).

The complex choice-RT task used in the present study may maximize identification of age-related differences in motor programming and favour investigation of the influences of cortical motor processes on age-related slowing. One issue that has been debated with respect to RT tasks is whether the age-related differences are primarily attributable to stages associated with stimulus processing or to stages associated with motor programming. In two recent studies (Falkenstein et al., 2006; Kolev et al., 2006), the delay in RT in older individuals was accompanied by longer duration and larger MRCPs, whereas the ERPs associated with stimulus processing or response selection stages were not affected by age. In both studies the authors concluded that aging-related behavioural slowing was due to prolongation of central response generation.

In a previous study (Galdo-Álvarez et al., 2009a), the effect of aging on the ERP components associated with the stimulus processing stages

was examined by the use of the same task used in the present study. As expected, the behavioural results showed that age had a significant effect on RT, with longer RTs in older than in young adults. The latencies of ERP components associated with post-perceptual stages (P2, N400 and Early-P3) were longer in elderly adults than in young adults. Nevertheless, the complete delay caused by these stimulus processing stages was very short (less than 100 ms) and therefore such differences in latency could not entirely explain the behavioural slowing in older participants relative to young participants (about 800 ms longer). In addition, in line with the results obtained for young adults (Díaz et al., 2007), the RT was also longer in the TOT response category than in the KNOW and DON'T KNOW response categories. Nevertheless, there were no differences between response categories in relation to the latencies of stimulus-locked ERP components, which may explain the behavioural slowing in the TOT response category.

In the present study, the MRCPs produced in a sample of elderly adults during a face naming choice-RT task used in previous studies (Buján et al., 2009; Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009a) were analyzed, with the following specific objectives:

1. To characterize and evaluate the manual and verbal MRCP components in a sample of elderly adults during execution of a choice-RT task with high cognitive load. It was expected that the same MRCP components would be observed in the older adults as observed in young adults (Buján et al., 2009).
2. To determine the effect of aging on behavioural performance and on MRCPs in a face naming choice-RT task with high cognitive load. In accordance with previous studies, we expected to find slower responses in older participants than in young participants and differences between age groups in MRCPs that may explain the age-related behavioural slowing.
3. To determine whether the differences in cognitive demands among the DON'T KNOW, KNOW and TOT response categories have any effect on RTs and on MRCPs in older adults. In accordance with the findings of previous studies, we expected to observe longer RTs in the TOT than in the DON'T KNOW and KNOW responses, as well as differences in time relationships between stimulus-locked and response-locked averages and in MRCP measures among response categories that could explain the slower TOT response in older participants. In addition, we expected to find differences among response categories in older adults in speech-related components associated with the greater linguistic demands in the KNOW response category at this stage.

2. Materials and methods

2.1. Sample

A total of 24 healthy volunteers participated in the study, including the same 14 young adults who participated in the previous study of Buján et al. (2009) (age range: 19–24 years) and 10 elderly adults (age range: 60–81 years). The two groups of participants did not differ in the level of education, as measured by years of education ($t_{(11,15)} = 1.94$; $p = 0.08$) or in the level of vocabulary, as measured by the vocabulary subtest of Wechsler Adults Intelligence Scale (WAIS, Wechsler, 1988) ($t_{(22)} = -0.88$; $p = 0.38$) (see Table 1). All volunteers were right-handed, with normal or corrected-to-normal

Table 1
Socio-demographic characteristics and mean scores in the vocabulary subtest of WAIS (S.D.: standard deviation).

Groups	N	Sex	Mean age	Mean of education years	Mean scores in WAIS vocabulary subtest
Young adults (19–24 years)	14	6 men 8 women	20.6 (S.D.: 1.5)	16.5 (S.D.: 0.9)	56.2 (S.D.: 9.1)
Older adults (60–81 years)	10	5 men 5 women	68.6 (S.D.: 7.1)	15 (S.D.: 2.3)	59.9 (S.D.: 11.3)

vision, and were healthy, with no history of neurological or psychiatric disorders. None of the participants was familiar with the protocols used in the study, which were approved by the local ethics committee. All participants gave their informed consent prior to taking part in the study.

2.2. Procedure

Stimuli were photographs of the faces of famous people. The images were obtained from various sources (i.e., digitized databases from the media or Internet or digitized images from magazines). A total of 800 different faces of famous people (including actors, politicians, sportsmen, TV stars, etc., from Galicia, Spain and other countries) were initially selected from several decades of the 20th century and from the present time. Two test groups (young and older adults) selected the 200 photos that they considered the best known and most representative of the different decades (see Díaz et al., 2007 for a complete list of names). Each participant in the present study was therefore shown 200 photographs (10 × 13 cm), for 314 ms each, at a distance of 1 m, with a subtended visual angle of 5.7° × 8.6° of arc, on a 19" flat screen monitor with a vertical refresh rate of 120 Hz. The photos were all software-edited for homogeneity of background and with respect to contrast and average luminance. All images were in colour, and showed a frontal view of the face, with clear representation of all major features, against a neutral background. Negative facial expressions were avoided, and images with neutral or mildly positive expressions were generally used.

The photographs were presented sequentially in 5 blocks of 40 photographs, and with an interblock interval of 90 s. During the task, the participants maintained a steady position by looking at a cross that appeared in the centre of the screen during intervals without photographs. Before the start of the task, the participants were presented with a practice block of 10 photographs (different from the 200 photographs that formed part of the task) to ensure that they had understood the instructions.

In response to each photo, the participants were required to press the M key (covered with a red sticker) of a computer keyboard, with the index finger of the right hand as quickly as possible, when they were sure that they did not know the name of the person, or the Z key (covered with a green sticker) with the index finger of the left hand as quickly as possible, when they were sure that they did know the name of the person. Immediately after this, the participants had to produce a verbal response. If the participants had pressed the M key they had to say aloud "Don't know" (DON'T KNOW response category); if they had pressed the Z key they had two options: 1) to say aloud the name of the famous person (KNOW response category) or 2) to say aloud "Can't remember", if they were sure that they knew the name and felt that they were on the verge of producing it, but could not remember it at that moment (TOT response category). The TOT states were therefore caused spontaneously by the task, without any type of experimental manipulation. The interval between pressing the key and presenting the next photo was 2500 ms for the KNOW and DON'T KNOW responses. For the TOT responses, this interval was variable because a procedure was used to verify the authenticity of the TOT status, consisting of presenting the photograph again after having presented a series of three words, one of which was a phonological prime for the name of the famous person (see Díaz et al., 2007 for a complete description of procedure).

In the present study we evaluated the performance and MRCP parameters for the three response categories. In the case of the KNOW category, only the trials and the EEG epochs corresponding to correct responses were considered.

2.3. Electroencephalographic (EEG) recording and processing

The participants were seated on a comfortable chair in a Faraday chamber, with attenuated levels of light and noise, and were instructed to move as little as possible during the recording.

In accordance with the International 10–20 System, EEG activity was recorded at 30 active electrodes (Fp1, Fp2, F7, F3, Fz, F4, F8, FT7, FC3, FCz, FC4, FT8, T3, C3, Cz, C4, T4, TP3, CP3, CPz, CP4, TP4, P7, P3, Pz, P4, P8, O1, Oz, O2) inserted in a cap with a nose reference and frontopolar ground. The signal was passed through a 0.1–50 Hz (24 dB/octave slope) analog band-pass filter and was amplified to 22.5 K. The sampling rate was 500 Hz. Simultaneous to EEG recordings, ocular movements (EOG) were recorded with two electrodes located supra and infraorbitally to the right eye (VEOG) and another two located at the lateral angle of each eye (HEOG). All impedances were maintained below 10 k Ω .

After signal storage, the same processing steps used in the previous study (Buján et al., 2009) were followed. Ocular artefacts were corrected by use of the algorithm of Gratton et al. (1983) and the EEG was then segmented by extraction of synchronized epochs with each manual motor response. The epochs were classified a posteriori as DON'T KNOW, KNOW and TOT, depending on the participant's response. The duration of the epoch was adapted to the maximum mean RT achieved by the two groups of participants. Thus, the duration of the epoch in the young adults was 3300 ms (2000 ms pre-response plus 1300 ms post-response) and in the older adults, 4300 ms (3000 ms pre-response plus 1300 ms post-response). The signal was adjusted to a baseline of 500 ms (between –2000 and –1500 ms for young adults and between –3000 and –2500 ms for older adults) and segments exceeding $\pm 150 \mu V$ were automatically rejected. Finally, the signal was passed through a digital band-pass filter (0.1 to 30 Hz, 24 dB/octave slope) and the epochs were averaged.

2.4. Data analysis

The number of responses and the RTs for the manual response (pressing the key) corresponding to each of the response categories (DON'T KNOW, KNOW and TOT) were evaluated.

The EEG epochs corresponding to DON'T KNOW, KNOW and TOT responses were averaged. The values of latency and amplitude for all components were measured at the C3, Cz, C4, P3, Pz, P4, F7, Fz and F8 electrodes.

In the previous study of Buján et al. (2009), the waveforms in young adults revealed 4 MRCP components, in accordance with previous reports (Deecke et al., 1969; Shibasaki et al., 1980): the first component of the readiness potential (1st-RP) occurred at around the 1000 ms prior to the response; the negative slope (NS') was observed between 500 and 100 ms prior to the response; the motor potential (MP) between the 50 ms prior to the response and the next 100 ms; the reafferent potential (RAP) with a maximum amplitude between the 50 and 300 ms posterior to the response. After the RAP, another two components were observed, the speech-related motor potential (Sr-MP), with a maximum peak between the 250 and 700 ms after the manual response, followed by a positive-going phase (the speech-related reafferent potential: Sr-RAP) between the 600 and 1300 ms after the manual response.

In the present study, a temporal principal component analysis (tPCA) was applied to the MRCP data obtained in both age groups, and corresponding to the DON'T KNOW, KNOW and TOT categories, in order to determine whether both age groups presented similar temporal components, and therefore, whether it was possible to compare the different components in young and older adults. The decision with regard to the number of components to be selected was based on the results of the scree test (Cattell, 1966). The extracted components were then submitted to a Promax rotation, as Dien (1998) reported that the use of Promax rotation would provide more accurate results in order to reduce problems, such as misallocation of variance. The results revealed similar components in older and young adults, with similar temporal and topographical distributions in both age groups (see Table 2).

Table 2

Temporal intervals, explained variance and corresponding MRCP components associated with each temporal factor extracted by the temporal principal component analysis (tPCA) in young and older adults.

		Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
Young	Temporal interval	–1300 ms –800 ms	–400 ms 30 ms	400 ms 800 ms	1000 ms 1300 ms	100 ms 250 ms	–900 ms –500 ms	
	Explained variance	54.5%	21.1%	9.1%	4.3%	2.9%	2%	
	MRCP component	1st-RPa	NS'/MP	Sr-MP	Sr-RAP	RAP	1st-RPb	
Older	Temporal interval	–2500 ms –1600 ms	–400 ms –100 ms	–1100 ms –700 ms	400 ms 800 ms	800 ms 1300 ms	–1500 ms –1200 ms	150 ms 400 ms
	Explained variance	59.07%	15.08%	9%	5.81%	4.16%	1.6%	1.2%
	MRCP component	1st-RPa	NS'/MP	1st-RPc	Sr-MP	Sr-RAP	1st-RPb	RAP

To address the second objective, i.e. to determine the effect of age on the execution of the task and on the MRCPs, between-group comparisons were made for each response category. As the epochs were different for each age group and there were important differences in the RTs between categories, different intervals were taken into account considering the mean RT in each category and in each age group in analyzing the 1st-RP. Thus, for the DON'T KNOW category the mean amplitude in the interval from –1600 to –500 ms in the older participants was compared with the mean amplitude in the interval from –1100 to –500 ms in the younger participants; for the KNOW category the mean amplitude in the interval from –1800 to –500 ms in the older participants was compared with the mean amplitude in the interval from –1100 to –500 ms in younger participants; for the TOT category the mean amplitude in the interval from –2500 to –500 ms in older adults was compared with the mean amplitude in the interval from –1700 to –500 ms in younger participants. For the rest of the components the same intervals were compared: for NS' the mean amplitude between –500 and –100 ms was analyzed; for MP and Sr-MP the peak latencies and amplitudes were measured from the maximum peak to baseline in the intervals between –50 and 100 ms and between 250 and 700 ms, respectively; for the refferent potentials, the peak latencies and the peak to peak amplitudes were measured in the temporal intervals between 50 and 300 ms for RAP and between 600 and 1300 ms for Sr-RAP.

To address the third objective, the MRCPs produced in older participants were compared among the three response categories. For the 1st-RP the mean amplitude was measured in the temporal intervals indicated by the tPCA (1st-RPa: between –2500 and –1600 ms; 1st-RPb: between –1500 and –1200 ms, and 1st-RPc: between –1100 and –700 ms). For the other components, the same measures were used as for the between-group comparisons. In order to study the time relationships between stimulus-onset and response-onset time-locked ERP components, the mixed plots of the stimulus-onset and response-onset averaged ERP waveforms from older participants were elaborated for each response category.

2.5. Statistical analysis

One-way ANOVAs were used to compare the percentage of responses and RTs between groups for each response category. A repeated-measures ANOVA with a within-subject factor (Response Category, with three levels: DON'T KNOW, KNOW and TOT) was applied to compare the percentage of responses and the RTs in the three response categories within the group of older participants.

To determine the differences in MRCP measures between groups, mixed-ANOVAs were applied to each response category, with two within-subject factors (Region, with three levels: frontal [F7/Fz/F8], central [C3/Cz/C4] and parietal [P3/Pz/P4]) and Side, with three levels: left [F7/C3/P3], midline [Fz/Cz/Pz] and right [F8/C4/P4]) and one between-subject factor (Age, with two levels: young and older adults). To investigate factors affecting the amplitude and latency of the MRCP components in older adults, repeated-measures ANOVAs were used, with three within-subject factors (Response Category, with three levels: DON'T KNOW, KNOW and TOT; Region, with three levels: frontal [F7/Fz/F8], central [C3/Cz/C4] and parietal [P3/Pz/P4]), and Side, with three levels: left [F7/C3/P3], midline [Fz/Cz/Pz] and right [F8/C4/P4]).

For both types of comparisons, the Greenhouse–Geisser correction was applied to the degrees of freedom when the condition of sphericity was not fulfilled. When significant effects were detected by ANOVA, Bonferroni tests were applied for post-hoc comparison of the means. Differences in results were considered significant at $p < .05$.

3. Results

3.1. Performance

The mean percentage of responses and RTs in each response category in both groups are shown in Fig. 1. No differences between age groups or among categories in older adults group were found in the percentage of responses. In the KNOW category the error rate was

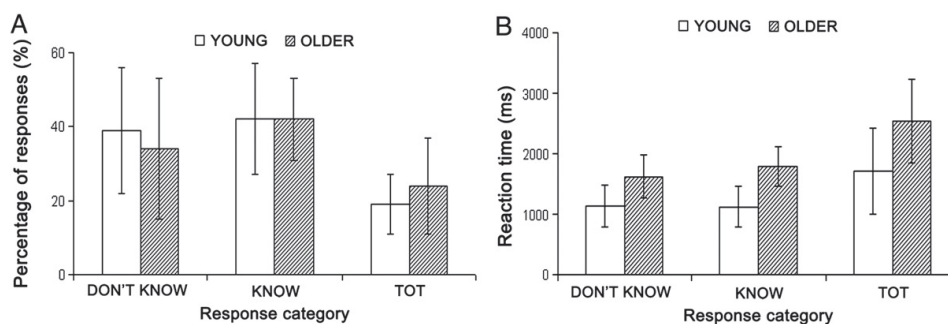


Fig. 1. Means and standard deviations for the percentage of responses (A), and means and standard deviations for the reaction times (B) in each response category for young (blank columns) and older adults (shaded columns).

less than 1% and no differences were observed between the age groups. A significant effect of Age was found for RT in the three categories, as the RT was longer in older than in young adults in the DON'T KNOW ($F_{(1,22)} = 11.22$; $p < .05$), in the KNOW ($F_{(1,22)} = 22.78$; $p < .001$) and in the TOT categories ($F_{(1,22)} = 8.7$; $p < .01$). Also, differences among the categories in the older adults group were found ($F_{(2,18)} = 17.2$; $p \leq .001$), with a significantly longer mean RT in the TOT response category than in the DON'T KNOW and KNOW responses.

3.2. Movement related cortical potentials

Similar components for both age groups were identified in the tPCA for each response category (see Table 2 and Fig. 2). The grand average MRCP waveforms for each age group, in each response category, and voltage maps of MRCP components that differed significantly between groups are illustrated in Fig. 3. The mean amplitudes of the 1st-RP, NS' and MP for both age groups are shown in Fig. 4.

For the 1st-RP, the mixed-ANOVAs for the DON'T KNOW and KNOW response categories did not reveal any significant effects for Age. In the TOT response category, Age had a significant effect on the mean amplitude of the 1st-RP component ($F_{(1,22)} = 4.98$; $p < .05$), as it was larger in older ($-7.03 \mu V$) than in young adults ($-0.91 \mu V$).

In older adults the repeated-measures ANOVA revealed the following significant effects: a) for the 1st-RPa, a marginally significant effect for Response Category was found ($F_{(2,18)} = 2.96$; $p = .07$) and the post-hoc comparisons did not reveal any significant effects. The Response Category \times Region interaction was also significant ($F_{(4,36)} = 4.82$; $p < .01$), as the mean amplitude was marginally larger ($p = .07$) in TOT ($-6 \mu V$) than in DON'T KNOW ($2.3 \mu V$) in the central region. In the TOT category, the mean amplitude was significantly larger in the central than in the frontal region ($-4.1 \mu V$); b) for the 1st-RPb, the repeated-measures ANOVA revealed significant effects for Response Category ($F_{(2,18)} = 3.65$; $p < .05$) and for the Response Category \times Region interaction ($F_{(4,36)} = 4.83$; $p < .01$), as the mean amplitude was significantly larger in TOT ($-9.8 \mu V$) than in DON'T KNOW ($-0.6 \mu V$) in the central region. In the TOT category, the amplitude was significantly larger in the central and parietal regions ($-9.5 \mu V$) than in the frontal region ($-5.5 \mu V$); c) for the 1st-RPc, the ANOVA revealed a significant effect for Response Category ($F_{(2,18)} = 3.47$; $p < .05$), as the mean amplitude was significantly larger in TOT ($-8.75 \mu V$) than in DON'T KNOW ($-0.7 \mu V$).

For the NS', MP and RAP components no differences were found between groups in any of the response categories. In older adults, the repeated-measures ANOVA revealed for NS' a significant effect for Region ($F_{(2,18)} = 6.4$; $\epsilon: .619$; $p < .05$), as the mean amplitude was significantly larger in the parietal ($-7.2 \mu V$) than in the frontal region ($-3.65 \mu V$). For MP, the ANOVA did not reveal any significant effect on the latency of the component and revealed a significant effect for

Side on the amplitude ($F_{(2,18)} = 4.86$; $p < .05$), as it was significantly larger at the midline ($-12.08 \mu V$) than on the left side ($-8.7 \mu V$). For RAP, the ANOVA did not reveal any significant effect on either the latency or the amplitude of this component.

For Sr-MP, the mixed-ANOVAs did not show significant differences between groups in the DON'T KNOW and KNOW categories. However, in the TOT category the ANOVA showed a significant effect for Age on the latency of the component ($F_{(1,22)} = 4.05$; $p < .05$), as it was significantly shorter in young (397 ms) than in older adults (538 ms). In older adults, the ANOVA revealed a significant effect for Response Category on the latency of the component ($F_{(2,18)} = 3.7$; $p < .05$), as it was shorter in the DON'T KNOW category (410 ms) than in the KNOW (532 ms) and TOT categories (538 ms), although the post-hoc comparisons did not reveal any significant differences. With regard to amplitude, the ANOVA revealed significant effects for Region, Side and the Region \times Side interaction ($F_{(4,36)} = 5.21$; $p < .01$), as it was significantly larger in the central ($-18.14 \mu V$) and parietal ($-18 \mu V$) regions than in the frontal region ($-10.1 \mu V$) only on the left side, and over the frontal region the amplitude was larger at the midline ($-17.23 \mu V$) than on the left side ($-10.1 \mu V$).

Finally, for Sr-RAP component the mixed-ANOVA revealed a significant effect for Age on the latency in the DON'T KNOW category ($F_{(1,22)} = 12.16$; $p < .01$), as it was significantly shorter in older than in young adults (774 ms and 1057 respectively). In the KNOW category, significant effects for the Region \times Age interaction ($F_{(2,44)} = 14.46$; $\epsilon: .576$; $p < .001$) and for the Region \times Side \times Age interaction were found on the Sr-RAP amplitude ($F_{(4,88)} = 5.05$; $\epsilon: .510$; $p \leq .01$), as it was larger in young than in older adults in the parietal region on the left side (30.22 μV and 19.52, respectively) and at the midline (30.4 μV and 20.23 μV , respectively). No differences were found between age groups in the TOT category. In older adults, the ANOVA revealed a significant effect for Response Category on the latency ($F_{(2,18)} = 5.23$; $p \leq .01$), as it was significantly shorter in the DON'T KNOW category (774 ms) than in the KNOW (1006 ms) and TOT (1009 ms) categories. The ANOVA did not reveal any significant effects on the Sr-RAP amplitude.

3.3. Relationship between stimulus-locked and response-locked ERPs

The mixed plots of the stimulus-onset and response-onset averaged waveforms for older adults in each response category are shown in Fig. 5.

In the young adults group the 1st-RP was clearly appreciated from the time of stimulus presentation in the DON'T KNOW and KNOW categories, whereas in the TOT category appeared to start at around 1700 ms before the manual response, but returned to baseline until approximately 1100 ms before the manual response. The component only reached continuous negative amplitude from time when Late-P3 took place in stimulus-onset averaged waveform, around 1100 ms before the manual response (see Buján et al., 2009), and its slope

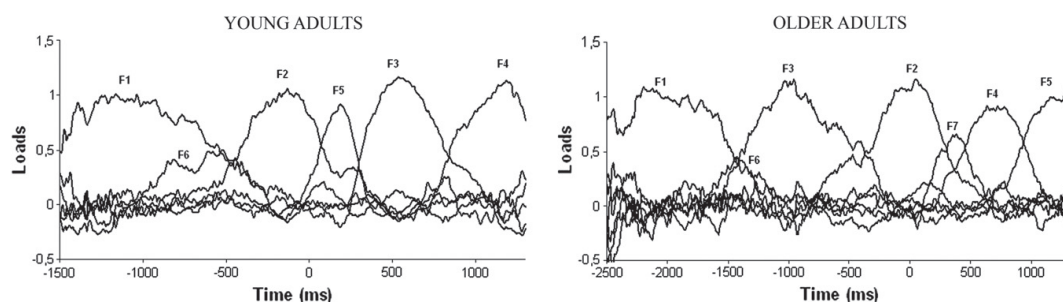


Fig. 2. Temporal factors extracted by the temporal principal component analysis (tPCA) for young (left) and older (right) adults.

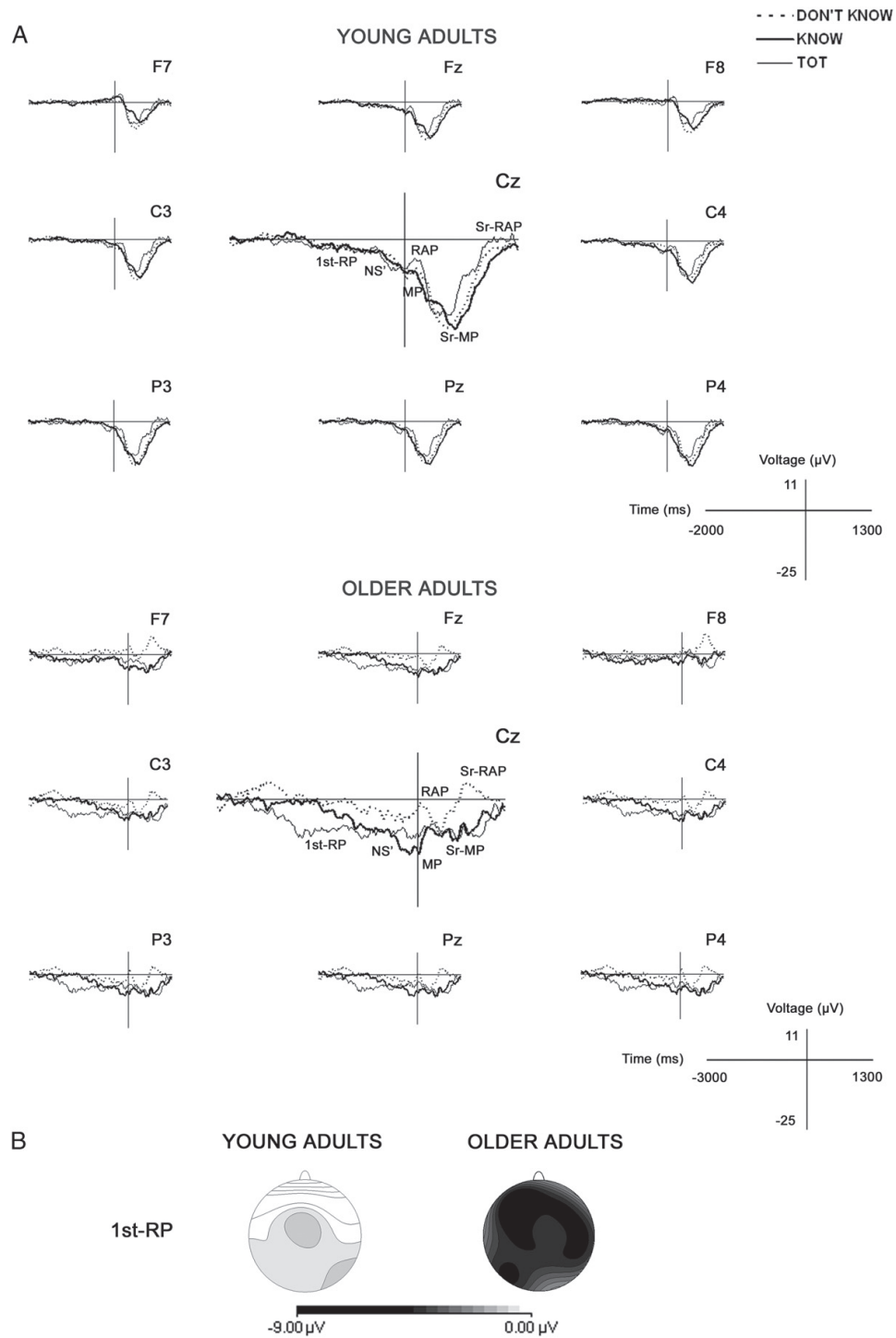


Fig. 3. (A) Grand-averaged MRCP waveforms for young (upper) and older (bottom) adults, in the DON'T KNOW, KNOW and TOT categories at the nine electrodes analyzed (1st-RP: first component of readiness potential; NS': negative slope; MP: motor potential; RAP: reafferent potential; Sr-MP: speech-related motor potential; Sr-RAP: speech-related reafferent potential). (B) Voltage maps for the 1st-RP component, in the TOT response category, for young (left) and older (right) adults.

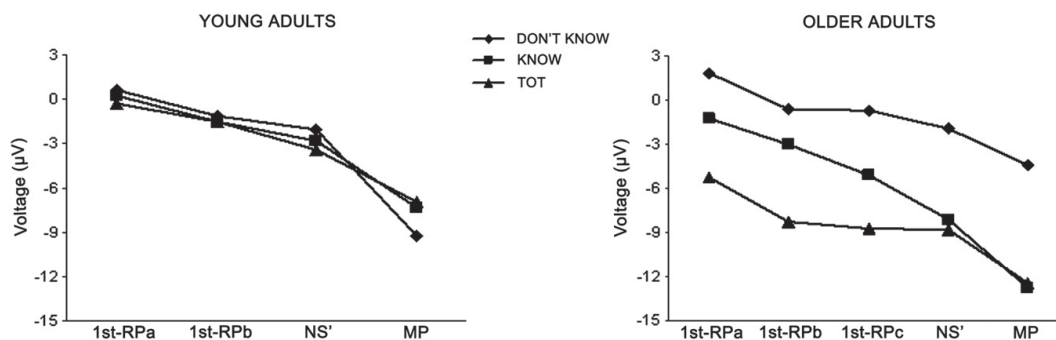


Fig. 4. Mean amplitudes for the different intervals of the 1st-RP, the NS' and the MP for young (left) and older (right) adults in the three response categories.

increased until it achieved the maximum negative amplitude in the MP (see Fig. 4). The mixed plots for older adults showed that in the DON'T KNOW category, the starting point of the 1st-RP coincided with the temporal interval in which the Late-P3 component in stimulus-locked average took place, around 1000 ms prior to the manual response. In the KNOW category the beginning of the 1st-RP coincided with the interval in which P2/Early-P3 took place, around 1500 ms prior to the manual response, but a decrease in the slowly rising negativity of the readiness potential was observed from the start of the 1st-RPb (see Fig. 4), coinciding with the stimulus-locked Late-P3 and LNW components.

4. Discussion

The proportion of responses in each category was very similar in both groups and it was consistent with previous reports in young (Brennen et al., 1990; Díaz et al., 2007) and in older adults (Burke et al., 1991; Rastle and Burke, 1996). Although the older participants produced more TOT responses than young participants, the difference was not significant, in contrast with previous studies that have reported a significantly higher percentage of TOT responses in older adults (Burke and Shafto, 2004; Burke et al., 1991; White and Abrams, 2002). In accordance with Galdo-Álvarez et al. (2009a), the former result may be due to the high intellectual status of the older participants in the present study, together with the fact that the task was designed to minimize age-related differences in the participants in terms of the famous people known by the groups.

Age had an overall effect on RT, with longer RTs in older than in young adults for each response category, in accordance with the age-related behavioural slowing observed in several previous studies, both concerning face processing (Grady et al., 1994; Pfütze et al., 2002) and the processing of other types of stimuli (Falkenstein et al., 2006; Loveless, 1980; Mattay et al., 2002; Sailer et al., 2000). The behavioural slowing in the older adults relative to the younger adults was greater in TOT (800 ms), followed by KNOW (700 ms), with DON'T KNOW in the last place (500 ms). These behavioural data support that there is a gradation in the cognitive demands in the different response categories, and that this modulates the RT, in accordance with "the complexity effect" observed in previous studies (Band and Kok, 2000; Salthouse, 1996; Yordanova et al., 2004). As in the young adults (Buján et al., 2009), in the older adults the RT was longer in TOT states than in the other two categories of response.

Six MRCP components were identified in the three response categories in both age groups: the first component of the readiness potential (1st-RP), the negative slope (NS'), the motor potential (MP) and the refferent potential (RAP), and two components associated with the verbal responses required by the task: the speech-related

motor potential (Sr-MP) and the speech-related refferent potential (Sr-RAP).

The 1st-RP showed a typical central-parietal and symmetrical distribution in both young and older adults for the three response categories, in accordance with previous studies (Deecke et al., 1969; Feve et al., 1991; Shibasaki et al., 1980; Singh et al., 1990).

The amplitude of the 1st-RP in the KNOW and TOT categories was larger in older than in young adults, however only in the TOT category the difference was significant. In a classical study it was demonstrated that the amplitude of the 1st-RP was directly related to the moment that it started (Deecke et al., 1976) and therefore with its duration, with the amplitude being greater the longer the duration. These data suggest that in older participants, the response preparation period was lengthened compared with young adults, which would explain the behavioural slowing observed in older participants, especially in the TOT condition. The present results support the data reported in previous studies (Falkenstein et al., 2006; Feve et al., 1991; Ishizuka et al., 1996; Kolev et al., 2006), i.e. that preparation of the response lasted longer in older adults in more demanding tasks.

Moreover, in older adults the mean amplitude of the component in the intervals in which the 1st-RP was divided was greater in the TOT category than in DON'T KNOW (principally in the central region), with intermediate values in the KNOW category, whereas in our previous study (Buján et al., 2009) no differences among the response categories were found in young participants. Superimposition of the response-locked ERPs and the stimulus-locked ERPs on time (see mixed plots, Fig. 5), revealed the modulation of the amplitude of the 1st-RP by stimulus-locked ERPs, which was different for both age groups.

In young adults the sustained negativity that describes the 1st-RP in TOT began at the moment when stimulus categorization took place (coinciding with the stimulus-locked Late-P3), at approximately 1100 ms before the response. In the older participants, the sustained negativity began from the moment of presentation of the stimulus (at approximately 2500 ms prior to the response). The slowly rising negativity was maintained until approximately 1600 ms prior to the response (coinciding with finalization of the stimulus-locked Late-P3, correlate of completion of the stimulus categorization), moment at which a change in the 1st-RP slope was observed, with stable negative values being maintained in the subsequent stages (NS' and MP). Taking into account the functional significance of the first part of RP as an index of general resource mobilization (McCallum, 1993), these data might be explained in accordance with previous studies, which have shown that the amplitude of the readiness potential decreased when the subjects' attention was divided (Vaez-Mousavi and Barry, 1993) or when less attention was paid to preparation (Wiese et al., 2004).

In young adults the processing resources were divided from the beginning of motor programming (see Buján et al., 2009), whereas in older adults more motor resources were allocated at the beginning of

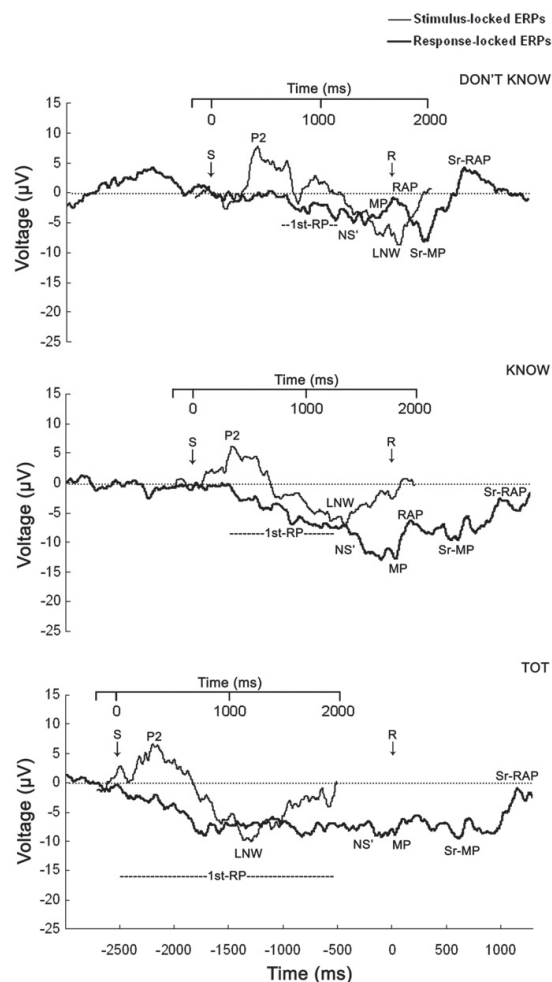


Fig. 5. Mixed plots of the grand-averaged stimulus-locked ERP waveforms at the Pz electrode site (thin line) and response-locked ERP waveforms at the Cz electrode site (thick line) for older adults, in the DON'T KNOW (upper row), KNOW (middle row) and TOT (lower row) categories (S: stimulus presentation; R: manual response; LNW: late negative wave).

motor programming and division of the resources only started from the most demanding processing stages (stimulus categorization and review of the categorization and/or of the selected response), when the subject tries unsuccessfully to resolve the conflict between the cognitive and metacognitive levels (the person is sure that he/she recognises the famous person and knows their name, but is unable to recall the complete phonology of the name) (Brown, 1991; Brown and McNeill, 1966). This conflict would add a cognitive load, which may interfere in the response selection in accordance with previous studies using demanding tasks in older adults (Band and Kok, 2000); this gives rise to a lengthening of the response preparation with the corresponding behavioural slowing in this category in older adults. Nevertheless, we cannot establish reliable conclusions about the timing of the response selection process. One measure that can reflect this process is the lateralized readiness potential (LRP, de Jong et al., 1988; Coles, 1989), but in the present study it was not possible to obtain this component because the manual responses were not counterbalanced. In future studies this aspect will be taken into account.

On the whole, the results for the 1st-RP suggest that older adults employed a different processing resource allocation strategy than young adults, especially in the TOT category. These results are consistent with the data obtained in studies with a dual-task paradigm. The difficulty found by older adults in carrying out dual tasks is clearly demonstrated (Bock and Schneider, 2002; Holtzer et al., 2005; Wu and Hallett, 2005) and this age-related impairment has been attributed to difficulties associated with dividing attention between processes. The division of resources after the more demanding stages may imply – in accordance with Bock and Schneider (2002) – that older people may need to allocate more of their computational resources for sensorimotor adaptation. Therefore, the sensorimotor performance of older adults may be compromised when an attentional load is added, reflecting greater interdependence of sensorimotor and cognitive abilities with advancing age (Li and Lindenberger, 2002).

In line with the shared resources model of attention (Kahneman, 1973), this interpretation suggests a greater effort in the TOT category in older people and less automatic execution of movement. The reduced attentional capacity in older adults may result in them using motor resources to compensate for cognitive deficits in more demanding situations, as suggested in previous studies (Lindenberger et al., 2000; Maylor and Wing, 1996). In other words, to maintain similar execution as in the young participants, with regard to the percentage of responses, the older adults make more effort and dedicate more resources to try to resolve the conflict in TOT, which results in a similar percentage of responses, but longer RTs.

The topographical distribution of the NS', MP and RAP components was similar in both age groups, in accordance with the findings of previous studies (Deecke et al., 1976; Shibasaki et al., 1980). There were no differences between the groups in any of the response categories and therefore, specific preparation of motor program, movement execution and kinaesthetic feedback phases may not be affected by cerebral aging (Deecke, 1980; Singh et al., 1990). No differences between the response categories were observed in relation to these components in either of the age groups. We therefore consider that these components reflect purely motor aspects and do not appear to be influenced by cognitive ones.

Following the RAP, the tPCA revealed the existence of two temporal factors in both age groups which corresponded with the Sr-MP and Sr-RAP identified in the study by Buján et al. (2009). In both age groups, the distribution of Sr-MP was central-parietal, which is consistent with the distribution of the motor potential for manual movements (Deecke et al., 1976; Shibasaki et al., 1980). There were no differences in the amplitudes between the groups for any of the response categories. This was surprising taking into account the differences in the waveforms obtained for both groups. In the three categories, the amplitude of this component was clearly smaller in the older group. We attribute the lack of between-group differences to the great variability in the amplitude of this component in older participants, although more research is required to clarify this aspect.

In the TOT category, the latency of the Sr-MP was shorter in young than in older adults. In our previous study (Buján et al., 2009) young participants showed shorter latencies in TOT than in the KNOW category. Unlike the young adults, there were no differences in the latency of Sr-MP between KNOW and TOT categories in older adults but the latency was shorter for the DON'T KNOW category than for the KNOW and TOT categories. The lower linguistic complexity involved in pronouncing a learned response that may remain in the working memory during the whole task ("Don't know") in comparison with that involved in pronouncing a different name in each trial (KNOW category) may give rise to an earlier verbal response. The delay of the Sr-MP component in TOT relative to DON'T KNOW does not appear to be very consistent, as in TOT the verbal response is also learned ("Can't remember"). These results suggest that older adults may experience the same difficulty in activating the phonological

repetitive pattern related to the TOT response category as in activating the phonological information about the retrieved name in the KNOW category. We suggest that this difference may be because older participants have difficulties in executive aspects of working memory during the retrieval state in the TOT category (Rypma et al., 2001), probably caused by failure to inhibit irrelevant information (Hasher, 1999). These data may reflect an age-related reduction in mental flexibility, since older participants are still searching for the name and do not focus on the task demands, showing a lack of adaptation to the motor task requirements (Labyt et al., 2004). It is also likely, in accordance with Galdo-Álvarez et al. (2009b), that older adults make use of a phonetic strategy (e.g. sub-vocalization) to complete phonological access, which may require more time.

There were some differences between groups in relation to the distribution of the amplitude of the Sr-RAP across the scalp in the KNOW category. The component was larger in the parietal region than in the central and frontal regions only in the group of young adults, and the amplitude was larger in young than in older adults at left and midline locations in the parietal region. The more widespread distribution in older adults and the smaller amplitude relative to young adults may reflect a reduction in somatosensory integration with age, in accordance with Labyt et al. (2004). In contrast, in young adults, correct integration of sensory information resulted in a Sr-RAP of larger amplitude and a specific central-parietal distribution, in accordance with topographical data reported for this component in previous studies (Shibasaki et al., 1980).

In the DON'T KNOW category, the latency of the Sr-RAP was shorter in older than in young adults and it was shorter for the DON'T KNOW than for the KNOW and TOT categories only in older adults. Given the earlier appearance of Sr-MP in the DON'T KNOW category than in the KNOW and TOT categories in older adults, there was an earlier feedback to somatosensory areas in the former category, resulting in the differences observed for this component between the age groups.

5. Conclusions

The 1st-RP showed larger amplitude and longer duration in older than in young adults, especially in the TOT category, which may reflect that the response preparation took longer in the older than in the young participants, and would explain the behavioural slowing in the older compared with young adults. The specific slowing down observed in both young and older adults in the TOT category was associated with an interruption in the progression of the 1st-RP, due to division of processing resources between the search for phonological information and motor programming, but at different times in each group. In young adults the interruption took place from the beginning of motor preparation until classification of the stimulus occurred, whereas in older adults more motor resources were engaged in motor preparation at the beginning until review of the selected response (LNW component) when the division of resources took place. On the whole, the data suggest that the processing resource allocation strategies differ between age groups, indicating that the sensorimotor performance of older adults will be compromised to a greater degree than in young adults when a cognitive load is added in the task.

The NS', MP and RAP do not appear to be modulated by age or by the differential cognitive demands of the response categories studied. These data suggest that these components reflect processes that are specifically related to the motor plan.

In young adults there was a delay in the appearance of Sr-MP in the KNOW category in comparison with the TOT category. However, in older adults, the latencies were similar in TOT and KNOW, whereas in DON'T KNOW the component appeared earlier. Despite the lower linguistic demand in TOT, older participants executed the verbal response at the same time as in the KNOW category, which may

indicate some difficulty with conflict management in TOT states. In addition, older participants may display reduced somatosensory integration, as can be inferred from the smaller amplitude and the more widespread topographical distribution of the Sr-RAP component than in young adults.

Acknowledgements

This work was supported by funds from the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología/Ministerio de Ciencia e Innovación (SEF2007-67964-C02-02), and the Galician Consellería de Innovación e Industria (PGIDIT07PXIB211018PR).

References

- Arnsten, A.F.T., 1998. Catecholamine modulation of prefrontal cortical cognitive function. *Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.)* 2, 436–447.
- Band, G.P., Kok, A., 2000. Age effects on response monitoring in a mental-rotation task. *Biol. Psychol.* 51, 201–221.
- Bock, O., Schneider, S., 2002. Sensorimotor adaptation in young and elderly humans. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 26, 761–767.
- Bötzel, K., Ecker, C., Schulze, S., 1997. Topography and dipole analysis of reafferent electrical brain activity following the Bereitschaftspotential. *Exp. Brain Res.* 114, 352–361.
- Brennen, T., Baguley, T., Bright, J., Bruce, V., 1990. Resolving semantically induced tip-of-the-tongue states for proper nouns. *Mem. Cognit.* 18, 339–347.
- Brown, A.S., 1991. A review of the tip-of-the-tongue experience. *Psychol. Bull.* 109, 204–223.
- Brown, R., McNeill, D., 1966. The “tip of the tongue” phenomenon. *J. Verb. Learn. Verb. Behav.* 5, 325–337.
- Buján, A., Lindín, M., Díaz, F., 2009. Movement related cortical potentials in a face naming task: influence of the tip-of-the-tongue state. *Int. J. Psychophysiol.* 72, 235–245.
- Burke, D.M., Shafto, M.A., 2004. Aging and language production. *Curr. Dir. Psychol.* 13, 21–24.
- Burke, D., MacKay, D., Worthley, J., Wade, E., 1991. On the tip of the tongue: what causes word finding failures in young and older adults? *J. Mem. Lang.* 30, 542–579.
- Cabeza, R., 2001. Functional neuroimaging of cognitive aging. In: Cabeza, R., Kingstone, A. (Eds.), *Handbook of Functional Neuroimaging of Cognition*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 331–337.
- Cattell, R.B., 1966. The scree test for the number of factors. *Multivariate Behav. Res.* 1, 245–276.
- Coles, M., 1989. Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology* 26, 251–269.
- Cunnington, R., Iansek, R., Bradshaw, J.L., Phillips, J.G., 1995. Movement-related potentials in Parkinson's disease: presence and predictability of temporal and spatial cues. *Brain* 118, 935–950.
- de Jong, R., Wierda, M., Mulder, G., Mulder, L.J., 1988. Use of partial stimulus information in response processing. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 14, 682–692.
- Deecke, L., 1980. Influence of age on the human cerebral potentials associated with voluntary movements. In: Stein, D.G. (Ed.), *The Psychobiology of Aging: Problems and Perspectives*. Elsevier, Amsterdam, pp. 411–423.
- Deecke, L., Scheid, P., Kornhuber, H.H., 1969. Distribution of readiness potential, pre-motor positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements. *Exp. Brain Res.* 7, 158–168.
- Deecke, L., Grozinger, B., Kornhuber, H.H., 1976. Voluntary finger movement in man – cerebral potentials and theory. *Biol. Cybern.* 23, 99–119.
- Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., Juncos-Rabadán, O., 2007. An event-related potentials study of face identification and naming: the tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology* 44, 50–68.
- Dien, J., 1998. Addressing misallocation of variance in principal component analysis of event-related potentials. *Brain Topogr.* 11, 43–55.
- Dirnberger, G., Reumann, M., Endl, W., Lindinger, G., Lang, W., Rothwell, J.C., 2000. Dissociation of motor preparation from memory and attentional processes using movement-related cortical potentials. *Exp. Brain Res.* 135, 231–240.
- Falkenstein, M., Yordanova, J., Kolev, V., 2006. Effects of aging on slowing of motor-response generation. *Int. J. Psychophysiol.* 59, 22–29.
- Fève, A.P., Bathien, N., Rondot, P., 1991. Les potentiels corticaux liés au mouvement de l'homme âgé. *Neurophysiol. Clin.* 21, 281–291.
- Freude, G., Ullsperger, P., 1987. Changes of the Bereitschaftspotential in the course of muscular fatiguing and non-fatiguing hand movements. *J. Appl. Physiol.* 56, 105–108.
- Freude, G., Ullsperger, P., Kruger, H., Pietschmann, M., 1988. The Bereitschaftspotential in preparation to mental activities. *Int. J. Psychophysiol.* 6, 291–297.
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., Díaz, F., 2009a. The effect of age on event-related potentials (ERP) associated with face naming and with the tip-of-the-tongue (TOT) state. *Biol. Psychol.* 81, 14–23.
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., Díaz, F., 2009b. Age-related prefrontal over-recruitment in semantic memory retrieval: evidence from successful face naming and the tip-of-the-tongue state. *Biol. Psychol.* 82, 89–96.

- Gerloff, C., Richard, J., Hadley, J., Schulman, A.E., Honda, M., Hallett, M., 1998. Functional coupling and regional activation of human cortical motor areas during simple internally paced and externally paced finger movements. *Brain* 121, 1513–1531.
- Grady, C.L., Maisog, J.M., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mentis, M.J., Salerno, J.A., Pietrini, P., Wagner, E., Haxby, J.V., 1994. Age-related changes in cortical blood-flow activation during visual processing of faces and location. *J. Neurosci.* 14, 1450–1462.
- Gratton, G., Coles, M.G.H., Donchin, E., 1983. A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 55, 468–484.
- Hasher, L., 1999. Inhibitory control, circadian arousal, and age. In: Gopher, D., Koriat, A. (Eds.), *Attention and Performance, XVII, Cognitive Regulation of Performance: Interaction of Theory and Application*. MIT Press, Cambridge, MA, pp. 653–675.
- Holtzer, R., Stern, Y., Rakitin, B.C., 2005. Predicting age-related dual-task effects with individual differences on neuropsychological tests. *Neuropsychology* 19, 18–27.
- Ishizuka, H., Tomi, H., Sunohara, N., 1996. Age-related changes in movement-related cortical potentials. *Nippon Ronen Igakkai Zasshi* 33, 586–591.
- Jahanshahi, M., Hallett, M., 2003. The Bereitschaftspotential: what does it measure and where does it come from? In: Jahanshahi, M., Hallett, M. (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related Cortical Potentials*. Kluwer Academics/Plenum Publishers, New York, p. 117.
- Kanheman, D., 1973. *Attention and Effort*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Kirsch, W., Hennighausen, E., Rösler, F., 2010. ERP correlates of linear hand movements in a motor reproduction task. *Psychophysiology* 47, 486–500.
- Kolev, V., Falkenstein, M., Yordanova, J., 2006. Motor-response generation as a source of aging-related behavioural slowing in choice-reaction tasks. *Neurobiol. Aging* 27, 1719–1730.
- Kornhuber, H.H., Deecke, L., 1965. Hirnpotentialänderungen bei willkürbewegungen und passiven bewegungen des menschen: Bereitschaftspotential und refferente potentiale. *Pflügers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere* 284, 1–17.
- Labyt, E., Szurhaj, W., Bourriez, J., Cassin, F., Defebvre, L., Destee, A., Derambure, P., 2004. Influence of aging on cortical activity associated with a visuo-motor task. *Neurobiol. Aging* 25, 817–827.
- Lang, W., 2003. Surface recordings of the Bereitschaftspotential in normals. In: Jahanshahi, M., Hallett, M. (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related Cortical Potentials*. Kluwer Academics /Plenum Publishers, New York, pp. 19–34.
- Li, K.Z.H., Lindenberger, U., 2002. Relations between aging sensory/sensorimotor and cognitive functions. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 26, 777–783.
- Lindenberger, U., Marsiske, M., Baltes, P.B., 2000. Memorizing while walking: increase in dual tasks costs from young adulthood to old age. *Psychol. Aging* 15, 417–436.
- Loveless, N.E., 1980. Aging effects in simple RT and voluntary movement paradigms. *Prog. Brain Res.* 54, 547–551.
- Mattay, V.S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A.R., Das, S., Callicott, J.H., Weinberger, D.R., 2002. Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function. *Neurology* 58, 630–635.
- Maylor, E.A., Wing, A.M., 1996. Age differences in postural stability are increased by additional cognitive demands. *J. Gerontol. Ser. B-Psychol. Sci. Soc. Sci.* 51, 143–154.
- McAdam, D.W., Rubin, E.H., 1971. Readiness potential, vertex positive wave, contingent negative variation and accuracy of perception. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 30, 511–517.
- McCallum, W.C., 1993. Human slow potential research: a review. In: McCallum, W.C., Curry, S.H. (Eds.), *Slow Potential Changes in the Human Brain*. Plenum Press, New York, pp. 1–11.
- Pfütze, E.M., Sommer, W., Schweinberger, S.R., 2002. Age-related slowing in face and name recognition: evidence from event-related brain potentials. *Psychol. Aging* 17, 140–160.
- Praamstra, P., Cools, A.R., Stegeman, D.F., Horstink, M.W.I., 1996. Movement-related potential measures of different modes of movement selection in Parkinson's disease. *J. Neurol. Sci.* 140, 67–74.
- Rastle, K.G., Burke, D.M., 1996. Priming the tip of the tongue: effects of prior processing on word retrieval in young and older adults. *J. Mem. Lang.* 35, 586–605.
- Raz, N., 2000. Aging of the brain and its impact on cognitive performance. In: Craik, F.I.M., Salthouse, T.A. (Eds.), *Handbook of Aging and Cognition*. Erlbaum, Mahwah, NJ, pp. 1–90.
- Rektor, I., 2003. Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects. In: Jahanshahi, M., Hallett, M. (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related Cortical Potentials*. Kluwer Academics/Plenum Publishers, New York, pp. 61–77.
- Rypma, B., Prabhakaran, V., Desmond, J.E., Gabrieli, J.D.E., 2001. Age differences in prefrontal cortical activity in working memory. *Psychol. Aging* 16, 371–384.
- Sailer, A., Dichgans, J., Gerloff, C., 2000. The influence of normal aging on the cortical processing of a simple motor task. *Neurology* 55, 979–985.
- Salthouse, T.A., 1996. The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychol. Rev.* 103, 403–428.
- Salthouse, T.A., 2000. Aging and measures of processing speed. *Biol. Psychol.* 54, 35–54.
- Shibasaki, H., Hallett, M., 2006. What is the Bereitschaftspotential? *Clin. Neurophysiol.* 117, 2341–2356.
- Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E., Halliday, A.M., 1980. Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 49, 213–226.
- Singh, J., Knight, R.T., Woods, D.L., Beckley, D.J., Clayworth, C., 1990. Lack of age effects on human brain potentials preceding voluntary movements. *Neurosci. Lett.* 119, 27–31.
- Vaez-Mousavi, S., Barry, R., 1993. Positive and negative shifts of the readiness potential: preparatory effects. *Int. J. Psychophysiol.* 15, 105–113.
- Wechsler, D., 1988. *WAIS. Escala de Inteligencia de Wechsler para Adultos*. TEA Ediciones. Madrid.
- White, K.K., Abrams, L., 2002. Does priming specific syllables during tip-of-the-tongue states facilitate word retrieval in older adults? *Psychol. Aging* 17, 226–235.
- Wiese, H., Stude, P., Nebel, K., Osenberg, D., Ischebeck, W., Stolke, D., Diener, H.C., Keidel, M., 2004. Recovery of movement-related potentials in the temporal course after prefrontal traumatic brain injury: a follow-up study. *Clin. Neurophysiol.* 115, 2677–2692.
- Wu, T., Hallett, M., 2005. The influence of normal human ageing on automatic movements. *J. Physiol.* 562, 605–615.
- Yordanova, J., Kolev, V., Hohnsbein, J., Falkenstein, M., 2004. Sensorimotor slowing with ageing is mediated by a functional dysregulation of motor-generation processes: evidence from high-resolution event-related potentials. *Brain* 127, 351–362.

V. ESTUDIO 2

Estudio 2.1. An event-related potentials study of face naming: Evidence of phonological retrieval deficit in the tip-of-the-tongue state.

En el tercer artículo se describen y discuten los resultados para los ERPs directos, relacionados con el procesamiento del estímulo, y el LRP, relacionado con la programación motora, en un grupo de participantes jóvenes durante la ejecución de una nueva tarea de denominación de caras de personajes famosos, diseñada para suplir algunos inconvenientes detectados en la tarea previa. De nuevo se compararon tres categorías de respuesta: el estado TOT, la denominación exitosa (categoría K) y el desconocimiento del personaje (categoría DK). Con este trabajo se pretendía principalmente determinar cuál podría ser la causa del estado TOT y en qué momento se genera. Los resultados obtenidos sugirieron que el estado TOT podría ser debido a una activación insuficiente de la información fonológica (lexemas) a partir de los 360 ms de la presentación del estímulo a denominar.

A continuación se presenta el tercer artículo publicado en la revista *Psychophysiology* en julio de 2012.



Psychophysiology, 49 (2012), 980–990. Wiley Periodicals, Inc. Printed in the USA.
Copyright © 2012 Society for Psychophysiological Research
DOI: 10.1111/j.1469-8986.2012.01374.x

An event-related potentials study of face naming: Evidence of phonological retrieval deficit in the tip-of-the-tongue state

ANA BUJÁN, SANTIAGO GALDO-ÁLVAREZ, MÓNICA LINDÍN, AND FERNANDO DÍAZ

Laboratory of Psychophysiology and Cognitive Neuroscience, Faculty of Psychology, University of Santiago de Compostela, Spain

Abstract

A famous-face naming task was used to establish the electrophysiological characterization of the tip-of-the-tongue (TOT) state, successful naming (K), and nonrecognition (DK). The differences in the direct event-related potentials (ERPs) and in the lateralized readiness potential between those categories were studied. The ERP correlates of recognition and access to semantic and lexical information were similar between K and TOT, but showed amplitude differences with respect to DK. A delayed onset of the response selection was obtained in TOT in comparison with K, suggesting an insufficient activation of phonological information from 360 ms onwards. The continuous search for the name and the conflict monitoring in TOT led to differences in ERP amplitudes between TOT and the other categories from 750 ms onwards as well as to a delayed onset of response preparation, indicating a continuous engagement of processing resources.

Descriptors: Cognition, Language/Speech, Learning/Memory, Normal volunteers, EEG/ERP

Face processing and naming is a socially relevant skill that human beings can perform with relatively little effort. However, the cognitive mechanisms underlying face processing are far from simple. The complexity of the process is reflected by the fact that the experimental evidence has led to several modifications of the first functional model of face recognition (Bruce & Young, 1986). A reformulation of that model, proposed by Valentine, Brennen, and Brédart (1996), integrated models of face recognition and naming with lexical access models (Burke, MacKay, Worthley, & Wade, 1991; Levelt, 1989) and suggested various levels of representation, some of which take place in series and others in parallel, from the moment a face is perceived to the final naming output. The two first levels of representation are the same as in the Bruce and Young model: the construction of a visual percept of the face (structural coding) and its comparison with the representations stored in face recognition units (FRUs). The next step is the access to person identity nodes (PINs), which function as token markers or prelexical nodes that identify individuals and that enable parallel access to identity-specific semantic information (traits, nationality, occupation, etc.) and names. The semantic system is divided into the

general semantic system (access to names of descriptive properties) and identity-specific information. The access to the semantic lexicon (lemmas) is broken into two stages: common name lemmas, which are accessed via the general semantic system, and lemmas for proper names, accessed via PINs. The next step is the access to the phonological output lexicon or lexemes directly from the semantic lexicon, and, finally, the articulation of the name by means of muscle motor programs takes place. This model was supported by behavioral and psychophysiological results (see Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009b, for a review).

The event-related potential (ERP) technique has been found to be a useful tool for assessing the validity of cognitive models of face processing. For example, the stages related to the recognition of a face (i.e., FRU activation) have been studied by comparing the ERPs associated with familiar and unfamiliar faces (Begleiter, Porjesz, & Wang, 1995; Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000). However, as some of the stages take place in parallel (i.e., access to semantic and lexical information), researchers have made use of the ERP technique during several natural and experimental observable occurrences in order to isolate the different stages, for example, by analyzing the lateralized readiness potential (LRP) to study the temporal differences in the access to semantic and phonological information (Abdel-Rahman, Sommer, & Schweinberger, 2002; van Turenout, Hagoort, & Brown, 1997). Nevertheless, the dissociation between the access to semantic lexical (lemma) and phonological information (lexeme) has not been sufficiently studied. The tip-of-the-tongue (TOT) state would provide scientists with an opportunity to differentiate the lexical and the phonological access. TOT is a natural and universal phenomenon that involves a temporary failure to retrieve a word, even when it could be retrieved before, accompanied by the feeling of being on the verge of remembering (Brown & McNeill, 1966). In accordance with most of the

This work was supported by funds from the Spanish Ministerio de Ciencia e Innovación (SEF2007-67964-C02-02; PSI2010-22224-C03-03), and from the Galician Government: Consellería de Industria e Innovación/Economía e Industria (PGIDIT07PXIB211018PR; 10PXIB2011070 PR); Consellería de Educación e Ordenación Universitaria (Axudas para a Consolidación e Estructuración de unidades de investigación competitivas do sistema universitario de Galicia. Modalidade: Redes Novas. Expediente: 2010/56, financiado con fondos FEDER). We thank Ph.D. students Diego Pinal, Marta Ramos, and Jesús Cespón for their help in data acquisition.

Address correspondence to: Prof. Fernando Díaz, Laboratorio de Psicofisiología e Neurociencia Cognitiva, Facultade de Psicoloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Galiza, Spain. E-mail: fernando.diaz@usc.es

behavioral data and cognitive models of lexical access, this phenomenon is characterized by successful semantic and lemma retrieval, but with incomplete phonological access (Bock & Levelt, 1994; Burke et al., 1991; Dell, Schwartz, Martin, Saffran, & Gagnon, 1997; Gollan & Brown, 2006; Harley & Bown, 1998; Levelt, Roelofs, & Meyer, 1999). Although some criticism exists referring to the decomposition of the lexical access in the two steps adopted here, lemma selection and lexeme codification (Caramazza & Miozzo, 1997; Miozzo & Caramazza, 1997), the models that support this distinction have more acceptance, because they are capable of explaining most of the neuropsychological and TOT data.

From a psychophysiological perspective, Díaz, Lindín, Galdo-Álvarez, Facal, and Juncos-Rabadán (2007), and more recently Lindín and Díaz (2010), presented face-naming tasks to young participants while recording the electroencephalogram (EEG) activity to compare the ERP waveforms produced in a successful naming (KNOW—K) category with those produced in a TOT category, whereas they only partially analyzed a third category (DON'T KNOW—DK). The main objective in both studies was to characterize the ERP components associated with the different stages of face processing. In both studies, no differences were observed between K and TOT response categories in ERPs related to early domain-general visual processes (P100), structural coding (N170), or face recognition (P2 and N2). Nevertheless, smaller amplitude in TOT than in K category in the temporal interval from 550 to 750 ms was reported, corresponding to a P3 component (late P3), related to stimulus evaluation time and the completion of stimulus classification. The authors concluded that processing resources were divided in TOT between the stimulus classification (late P3 amplitude) and the continuous search for information in memory and, therefore, as a consequence of the deficit of activation in the lexical-phonological route. Additionally, in the study of Lindín and Díaz (2010), longer latencies for the early P3 and N450 components were found in TOT than in K category, indicating slower access to specific information about the person in the TOT category.

Although these previous studies shed light about the electrophysiological characterization of face processing and TOT phenomenon, several relevant aspects about the causes and consequences of the TOT state remained unanswered. First, it is assumed that semantic and lemma retrieval is similar in TOT and successful naming (Bock & Levelt, 1994; Burke et al., 1991; Dell et al., 1997; Gollan & Brown, 2006; Harley & Bown, 1998; Levelt et al., 1999). Consistently, Díaz et al. (2007) did not find differences between TOT and K in ERP components associated with these processing stages (P2, N2, and early P3). However, in order to establish clearly if TOT is not due to a transmission deficit in earlier stages of processing (recognition, semantic, and/or lemma access), it would be necessary to compare this condition with a category in which no recognition and access to person-specific information take place. Comparison between ERP components associated with processes prior to the response decision was not possible in previous studies because the DK category was poorly defined. Second, as mentioned above, both previous studies found larger amplitude in K than in TOT in late P3 component and, therefore, a consequence of the failure to access the name in that category. Lindín and Díaz (2010) also found latency differences between TOT and K in temporal intervals related to a slower access to specific information about the person in TOT, but neither of these studies has established clearly the temporal interval in which the genesis of TOT state occurs. Third, previous neuroimaging

(Kikyo, Ohki, & Sekihara, 2001; Maril, Wagner, & Schacter, 2001) and magnetoencephalographic (MEG) studies (Lindín, Díaz, Capilla, Ortiz, & Maestú, 2010) have consistently obtained greater activation of frontal cerebral regions in TOT than in successful naming, which has been attributed to the consequences of the TOT state: continuous search for information to retrieve the target name and conflict monitoring.

To date, no electrophysiological correlates of a continued search in memory stores have been found later than the stimulus-classification stage (i.e., late P3). In these latter intervals, Díaz et al. (2007) observed a late negative wave (LNW), with apparently larger amplitude in DK and K than in TOT, which was attributed to the greater amount of processing resources released after the closure of the stimulus epoch in the DK and K categories. However, as the authors indicated, this difference might have been modulated by the cerebral activity associated with verbal-related potentials, due to the participants having to perform two motor responses sequentially, with no delay between them; that is, they had to press a button and then say the name of the person or a specific phrase. This hypothesis was tested and later demonstrated by Buján, Lindín, and Díaz (2009), by evaluation of motor-related cortical potentials (MRCPs) in a subsample of the participants in the study of Díaz et al. (2007). In fact, this is consistent with the smaller amplitude of the LNW found by Lindín and Díaz (2010), using a similar task but with a 2-s delay between both motor responses, although the results of the latter study were inconclusive.

Therefore, and in order to advance in the electrophysiological characterization of the TOT phenomenon in particular, and of the face processing and naming in general, in the present study a modified face-naming task was presented to young participants (see Procedure). The main objectives of the present study in order to investigate the main causes and consequences of the TOT state, therefore, were:

- to determine whether the access to semantic and lexical information is similar between the TOT state and successful naming (K category) or whether the access to this kind of information in TOT state is affected. To this aim, the amplitude of ERP components previously related with the access to this kind of information (E-P3 and N400) were compared between both categories and a category in which no recognition of the face or no access to person-specific information takes place (DK category).
- to determine the moment at which the selection of the response takes place in successful naming (and therefore the access to enough information to emit a response), and to establish the temporal interval of TOT genesis, by means of s-LRP analysis in both response categories. The onset latency of the stimulus-locked LRP (s-LRP) has been used as an index for the timing of response choice (Kolev, Falkenstein, & Yordanova, 2006; Praamstra, Plat, Meyer, & Horstink, 1999), and in previous studies it has been used as an indirect measure of the access to phonological information (Abdel-Rahman et al., 2002; van Turennot et al., 1997).
- to obtain the electrophysiological correlates of the TOT consequences (i.e., continuous search for information and conflict monitoring once the TOT state is established). To this aim, a delay between the two motor responses to avoid the electrophysiological activity related to the verbal response was included in order to compare the latter temporal intervals of direct waveforms between the categories. In addition, the latency onset of the response-locked LRP (r-LRP), which has

been used as an index of the motor processing (Van der Lubbe & Verleger, 2002), was compared between the categories, which might clarify how the consequences of the TOT state could affect the initiation of the motor processes.

Method

Participants

Nineteen participants (5 men, 14 women) between the ages of 18 and 27 years (mean: 20.9, *SD*: 3.03), took part voluntarily in the study. All participants were healthy, with normal or corrected-to-normal vision acuity, with no history of neurological or psychiatric disorders, and were not taking any medication during the 4 weeks prior to the study. Seventeen of the participants were right-handed, one was left-handed, and one was ambidextrous, as assessed by the Edinburgh inventory (Oldfield, 1971). The study received prior approval by the local ethical review board. All participants gave their informed consent prior to their inclusion in the study, and did not report fatigue due to insufficient sleep. None of the participants were familiar with the protocols used in the study.

Procedure

The participants remained seated in a comfortable chair in an electrically isolated laboratory with attenuated light and sound, and were instructed not to move during recording.

Stimuli were photographs of the faces of famous people. The images were obtained from various sources (i.e., analyzed databases from the media or Internet or analyzed images from magazines). The photographs were all software edited for homogeneity of background and with respect to color, contrast, and average luminance. All images were in color, and showed a frontal view of the face, with clear representation of all major features, against a neutral background. Negative facial expressions were avoided, and images with neutral or mildly positive expressions were generally used.

Each participant was shown 300 photographs, each for 1,000 ms (instead of the 314 ms used in the previous studies to prevent overlapping of cognitive ERP components and possible exogenous potentials related to photograph offset), at a distance of 1 m, with a subtended visual angle of $6.01^\circ \times 7.73^\circ$ of arc, on a 19" flat screen monitor with a vertical refresh rate of 120 Hz. The photographs were presented in 4 blocks of 75, with an interblock interval of 90 s in order to limit the effects of fatigue.

During presentation of the stimuli, participants maintained a steady position by looking at a cross that appeared in the center of the screen during intervals without a photo. In response to each photograph (see Figure 1), the participants were required to press, as rapidly as possible, one of two keys on a response device, with a different hand, depending on whether they knew or did not know the name of the person. They had to press the blue key with one hand if they were sure that they knew the person's name and the red key with the other hand if they were sure that they did not know the name.

The manual responses were counterbalanced within the task; that is, in the two first blocks the participants had to press the blue key with one hand and the red key with the other hand, and in the next two blocks they had to respond in the opposite way. The manual responses were also counterbalanced between participants. Immediately before each of these two parts of the task, a practice

block of 10 photographs (different from the 300 used in the study) was presented to ensure that the participants had correctly understood the procedure.

One second after pressing the key, three questions marks appeared on the screen, and at that moment the participants were required to produce a verbal response. If the participants knew the name of the person, they had two options: (1) to say aloud the name of the famous person (K response category); 1 s after this response the next photograph in the series appeared, or (2) to say aloud, "I can't retrieve it" if they were sure they knew the name and felt that they were on the verge of producing it, but could not remember it at that moment (TOT response category). After a TOT response, two questions appeared on the screen to check whether this was an authentic TOT state; the participants were asked the profession of the person and, after they answered, they were shown a list of three names, including the correct name, a semantic prime, and a fictitious name. After the participant answered, the next photo appeared. Only trials in which the answers given to both questions were correct were considered as authentic (positive) TOTs.

If the participants had pressed the key indicating they did not know the name, they had to say aloud, "I don't know it" when the three questions marks were shown on the screen. The question, "Do you recognize the person?" was then presented. Regarding the answer to this question, the DK responses were divided into two subcategories: (1) DK without semantic information: the participants answered "NO" (they did not recognize the person) and the next photo appeared; and (2) DK with semantic information: if the participants answered "YES" (they recognized the person), a question about the person's profession appeared on the screen and, after the participant answered, the next photo was presented. Only correct answers to this question were considered as DK with semantic information.

Electroencephalographic (EEG) Monitoring

The EEG activity was recorded with 49 active electrodes inserted in a cap (see Figure 2), in accordance with the International 10-10 System, with a nose reference and frontopolar ground. The signal was passed through a 0.01–100 Hz analog band-pass filter, and the sampling rate was 500 Hz. Simultaneous with EEG recordings, ocular movements were recorded with two electrodes located supra and infraorbitally to the right eye and another two located at the lateral canthi of each eye. All impedances were maintained below 10 k Ω . After signal storage, the signal was passed through a 0.1–20 Hz (12 dB/octave slope) digital band-pass filter, and ocular artifacts were corrected by use of the Independent Component Analysis (ICA) algorithm (Makeig, Jung, Bell, Ghahremani, & Sejnowski, 1997); the EEG was then segmented in epochs of 2,200 ms associated with presentation of the stimulus (200 ms prestimulus baseline). Each epoch was classified a posteriori as K, TOT, DK without semantic information, or DK with semantic information, depending on the participant's response. Epochs were then corrected to the mean voltage of the 200 ms prestimulus recording period (baseline). Finally, epochs with signals exceeding $\pm 150 \mu\text{V}$ were automatically rejected, and all remaining epochs were individually inspected to identify those still showing artifacts; the epochs with artifacts were also excluded from subsequent averaging. For each response category, at least 25 artifact-free epochs were averaged. As the number of participants presenting a minimum of 25 epochs for the DK with semantic information category was not sufficient, only the analyses for the other three categories were carried out.

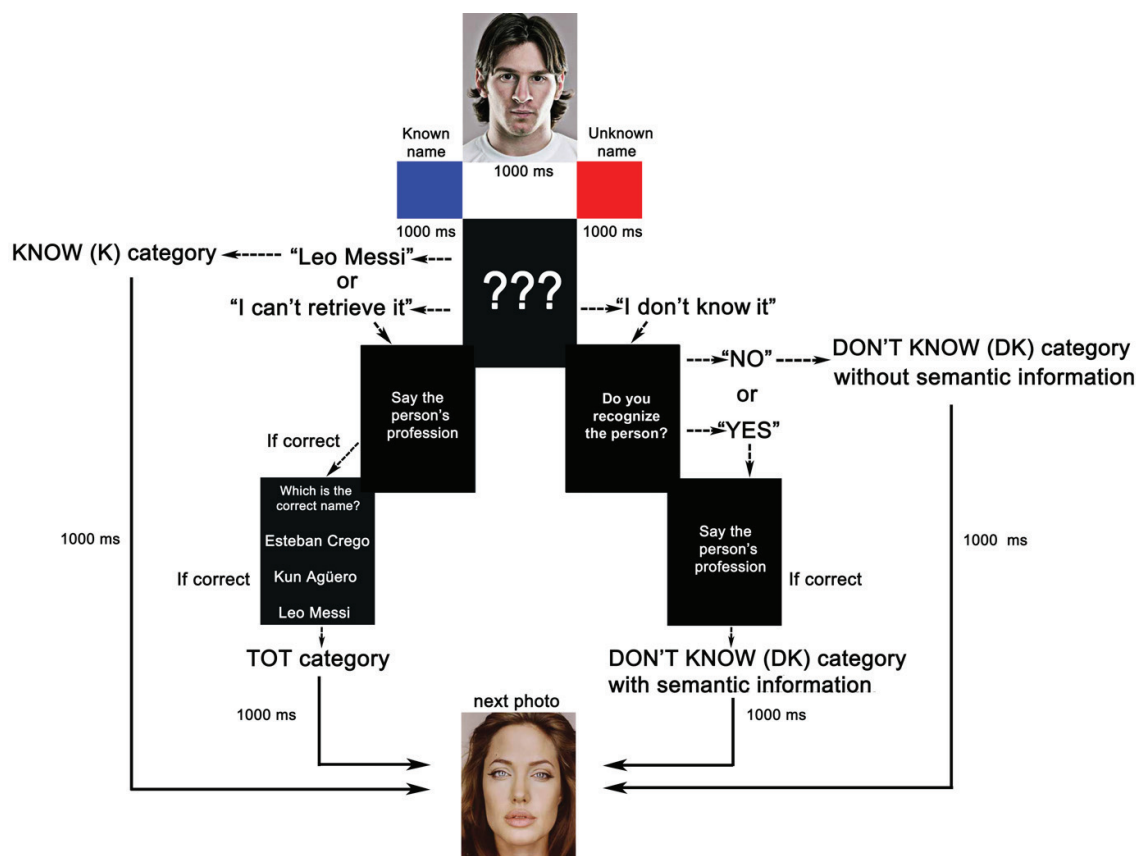


Figure 1. General trial procedure. After pressing the corresponding blue or red button, the participants had to say aloud (a) the correct name (K category), after which the next photo appeared; (b) “I can’t retrieve it,” after which a series of questions appeared (correct answers: TOT category); or (c) “I don’t know it,” after which a series of questions appeared (person unknown: DK without semantic information; person known and correct profession: DK with semantic information). Note: Stimulus size is not to scale.

Data Analysis

The percentage of manual responses and the mean reaction times between the onset of the stimulus and pressing the key (considering only reaction times above and below 3 standard deviations from the mean of all the trials) in the three response categories (K, TOT, and DK without semantic information) were analyzed.

For ERP recordings, three averaged ERP waveforms were obtained for each participant (one for each response category: K, TOT, and DK without semantic information), for both LRP and direct ERPs.

Five components were identified in direct ERP waveforms for the three response categories: P1, N170, P2, early P3, and N450. In addition, the late P3 component was observed in K and TOT. The latency and the amplitude of P1 and N170 components were measured at the maximum peak relative to the baseline: P1 in the interval between 80–170 ms at O1, Oz, O2, P9, and P10; N170 in the interval between 150–200 ms at P9, P10, PO7, and PO8.

The mean amplitudes over four time intervals corresponding with the rest of the identified ERP components were analyzed: 200–300 ms (P2), 300–400 ms (early P3), 400–550 ms (N450),

and 550–750 ms (late P3). In addition, the mean amplitudes over five latter time intervals were analyzed: 750–1,000 ms, 1,000–1,350 ms, 1,350–1,550 ms, 1,550–1,750 ms, and 1,750–2,000 ms. The mean amplitudes were measured at midline electrodes (Fz, Cz, Pz, and Oz) and in eight lateral regions of interest (ROIs) (see Figure 2): left frontal (LF: AF3, AF7, F3, F5, F7), right frontal (RF: AF4, AF8, F4, F6, F8), left central (LC: FC3, C3, C5, CP3), right central (RC: FC2, C4, C6, CP4), left temporal (LT: FT7, FT9, T7, TP7, TP9), right temporal (RT: FT8, FT10, T8, TP8, TP10), left parietal-occipital (LPO: P3, P7, P9, PO7), and right parietal-occipital (RPO: P4, P8, P10, PO8).

The s-LRP and the r-LRP were calculated by the averaging method (Coles, 1989; Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, & Donchin, 1988). The onset of the LRP in each category was measured using the segmented regression method developed by Schwarzenau, Falkenstein, Hoormann, and Hohnsbein (1998). To obtain a measure of the resources allocated in the preparation and execution of the response, the mean amplitude in an interval around the maximum peak was measured (600 to 800 ms for s-LRP, and –200 to 0 ms for r-LRP). Comparisons were made between pairs of categories (K and TOT; K and DK; TOT and DK) because for each

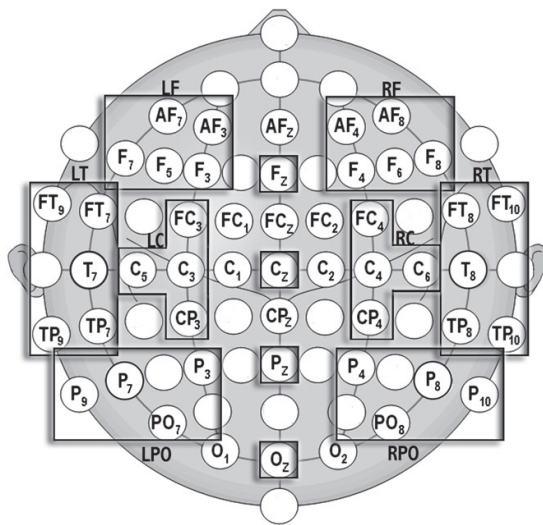


Figure 2. Electrode montage used for recordings and scalp regions of interest grouped for statistical analyses (LF = left frontal region; RF = right frontal region; LC = left central region; RC = right central region; LT = left temporal region; RT = right temporal region; LPO = left parietal-occipital region; RPO = right parietal-occipital region).

category the number of participants included in the analyses was different, as not all of the 19 participants produced a sufficient number of epochs in all categories to enable calculation of the LRPs.

Statistical Analyses

Repeated measures analysis of variance (ANOVA) with one within-subjects factor (Response Category, with three levels: K, TOT, and DK) was used to compare the percentage of responses and reaction times in the three response categories.

To investigate the factors affecting the peak amplitude and latency of P1 and N170 components, repeated measures ANOVA

were performed, with two within-subjects factors, Response Category (with three levels: K, TOT, and DK) and Electrode Position (with five levels for P1: Oz, O1, O2, P9, and P10; with four levels for N170: P9, P10, PO7, PO8).

To compare the mean amplitudes in the time intervals in the three response categories and at the different regions, two types of repeated measures ANOVAs were performed: (1) with two within-subjects factors, Response Category (with three levels: K, TOT, and DK) and Midline (with four levels: Fz, Cz, Pz, and Oz); and (2) with three within-subjects factors, Response Category (with three levels: K, TOT, and DK), ROI (with four levels: frontal, central, temporal, and parietal-occipital) and Hemisphere (with two levels: right and left). The Greenhouse-Geisser correction was applied to degrees of freedom in all cases in which the condition of sphericity was not met. When the ANOVAs revealed significant effects due to the factors and their interactions, posterior comparisons of the mean values were carried out by paired multiple comparisons (adjusted to Bonferroni correction).

The onset latencies and mean amplitudes of s-LRP and r-LRP were compared between pairs of categories (K and TOT; K and DK; TOT and DK), by use of *t* tests for paired samples.

Differences in results were considered significant at $p < .05$.

Results

Performance

The mean percentage of responses was 36% for the K category, 19% for the TOT category, and 37% for the DK category without semantic information (Figure 3). The remaining 8% corresponded to the DK category with semantic information. The repeated measures ANOVA (Response Category) showed a significant effect for the percentage of responses, $F(2,36) = 6.12$; $\epsilon = .58$; $p < .05$, as the percentage of K and DK responses was significantly higher than the percentage of TOT responses. The repeated measures ANOVA (Response Category) for the reaction times also revealed significant differences between the response categories, $F(2,36) = 14.81$; $p < .001$, as the reaction time was significantly longer for TOT (1,231 ms) and DK (1,111 ms) responses than for K (986 ms) responses (Figure 3).

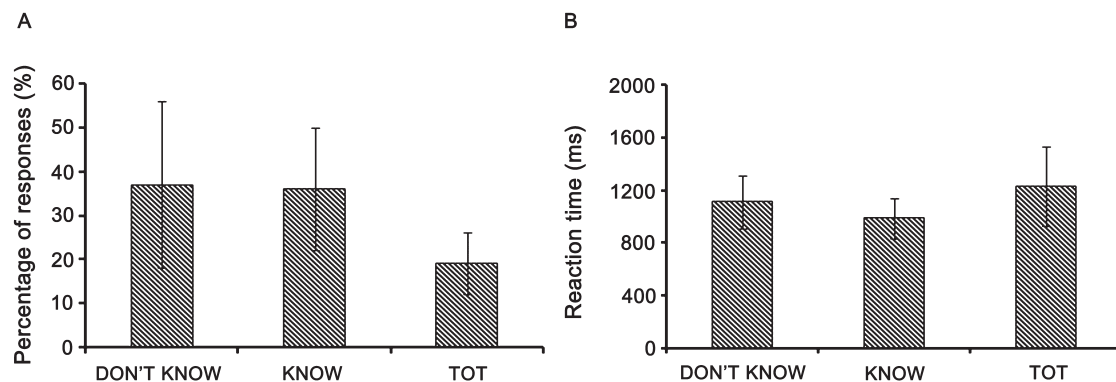


Figure 3. Means and standard deviations for the percentage of responses (A), and means and standard deviations for the reaction times (B) in each response category.

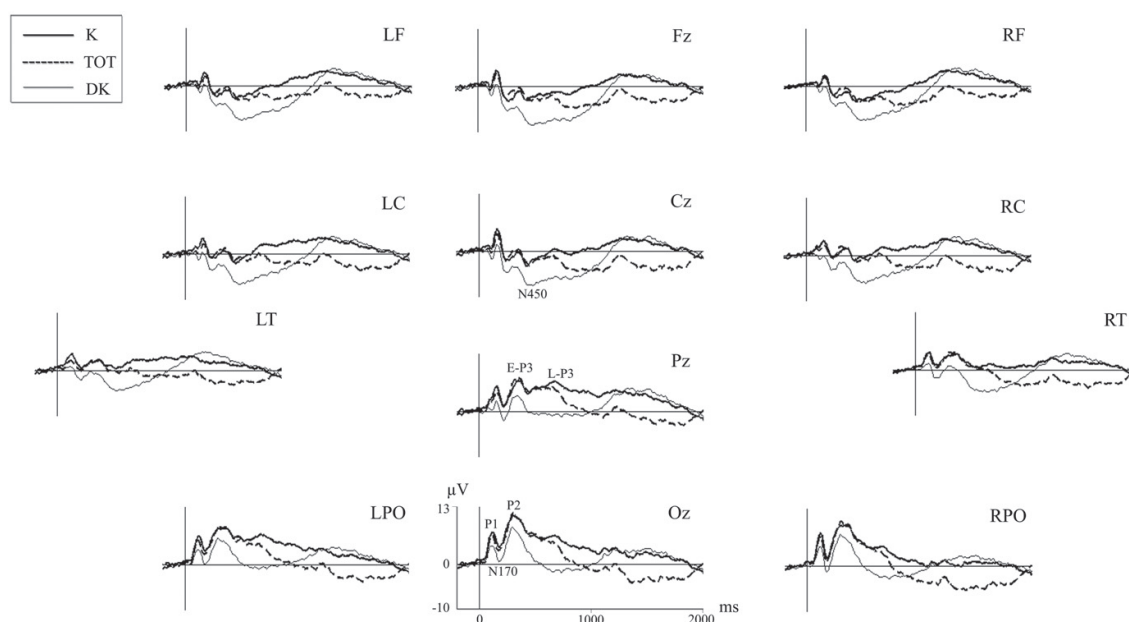


Figure 4. Grand-averaged ERP waveforms for the K (thick line), TOT (dashed line), and DK (thin line) response categories at midline electrodes and at eight regions of interest (LF = left frontal region; RF = right frontal region; LC = left central region; RC = right central region; LT = left temporal region; RT = right temporal region; LPO = left parietal-occipital region; RPO = right parietal-occipital region).

Event-Related Potentials (ERPs)

Direct event-related potentials. The grand-averaged ERP waveforms for each response category (K, TOT, and DK) are shown in Figure 4. The *F* values in repeated measures ANOVAs (Response Category \times Midline and Response Category \times ROI \times Hemisphere) for mean amplitudes over the intervals evaluated are shown in Table 1.

As indicated in the introduction, the main objective of the study was to investigate the causes and consequences of TOT state by means of comparing the TOT responses with successful naming and DK categories, so only the comparisons concerning the Response Category factor or its interactions were considered further. The comparisons for the Midline, ROI, and Hemisphere factors and their interactions are shown in Table 1.

As was the case in our previous studies (Díaz et al., 2007; Lindín & Díaz, 2010), there were no significant main effects of or interactions with Response Category in the P100 and N170 latency windows.

In the 200–300 ms interval, in which the P2 component was observed, the ANOVA for midline revealed a significant effect of the Response Category factor, as the mean amplitude was more positive in the K than in the DK response category. The ANOVA for ROIs showed the same effect, but the significance was marginal.

For the 300–400 ms interval, corresponding with early P3 component, analysis of both midline and ROIs revealed a significant effect of Response Category factor, as the mean amplitude was significantly more positive in K and TOT than in DK. In addition, in the ANOVA for ROIs the Response Category \times ROI \times Hemisphere interaction was also significant, as the mean amplitude was more positive in K and TOT categories than in the DK category at frontal

ROI in both hemispheres and at the central region in the right hemisphere. Also, the mean amplitude was more positive in K than in DK at central ROI in the left hemisphere and at temporal and parietal-occipital ROIs in both hemispheres.

In the temporal interval in which N450 component was observed, 400–550 ms, both ANOVAs revealed a significant effect of Response Category, as the mean amplitude was more negative in the DK response category than in K and TOT.

Both ANOVAs revealed a significant effect of the Response Category factor for the 550–750 ms interval, corresponding with the late P3 component latency window. The positivity was significantly larger in K than in DK. The ANOVA for midline electrodes also showed marginally larger amplitude in TOT than in DK.

Both ANOVAs revealed a significant effect of Response Category factor in the 750–1,000 ms interval, with more positive mean amplitude in K than in DK. In the ANOVA for midline, the amplitude was significantly larger in K than in TOT as well. The ANOVA for ROIs also revealed a significant effect for the interaction between Response Category and Hemisphere factors, but which only affected the ERP topography in each category.

The ANOVAs revealed larger positivity in K than in TOT both for midline and for ROIs analyses in the 1,000–1,350 ms interval. In the analysis for ROIs, the interaction between Response Category \times Hemisphere was also significant, but the effect was due to differences in the topography of each category.

Between the 1,350–1,550 ms interval and the final interval (1,750–2,000 ms), both ANOVAs showed a significant effect of Response Category factor, with more positive amplitude in K and DK than in TOT. The ANOVA for ROIs revealed a significant effect of Response Category \times Hemisphere interaction, but the effect was again due to differences in the topography of each category.

Table 1. F Values from Repeated Measures ANOVA (Response Category \times Midline) and Repeated Measures ANOVA (Response Category \times Region \times Hemisphere) for Mean Amplitudes over the Nine Time Intervals Analyzed

	Interval 200–300 ms	Interval 300–400 ms	Interval 400–500 ms	Interval 550–750 ms	Interval 750–1,000 ms	Interval 1,000–1,350 ms	Interval 1,350–1,550 ms	Interval 1,550–1,750 ms	Interval 1,750–2,000 ms
ANOVA (RC \times ML)									
RC	3.54*	4.92**	7.79**	8.16***	4.54*	3.74*	8.72** (€:66)	8.31***	6.59**
ML	54.10*** (€:51)	101.33*** (€:57)	68.99*** (€:66)	49.19*** (€:64)	33.03*** (€:59)	7.09** (€:55)	3.80* (€:60)	2.92 (€:58)	2.85 (€:60)
RC \times ML	1.42	.88 (€:49)	.68 (€:45)	.79 (€:42)	.65 (€:37)	.79 (€:35)	1.80 (€:36)	1.34 (€:47)	.81 (€:48)
ANOVA (RC \times R \times H)									
RC	3.12^m	4.74*	7.31**	7.60**	3.97*	3.45*	7.77** (€:68)	8.07***	5.89**
R	78.07*** (€:54)	103.69*** (€:64)	56.96*** (€:62)	25.16*** (€:61)	8.46** (€:62)	.64 (€:69)	4.03* (€:63)	2.81 (€:57)	7.33** (€:62)
H	1.33	2.00	.17	4.28^m	12.68**	11.05**	1.58	.02	.68
RC \times R	2.03 (€:40)	1.49 (€:48)	1.00 (€:45)	2.13 (€:45)	2.26 (€:47)	2.58 (€:45)	2.68 (€:42)	2.00 (€:44)	1.15 (€:51)
RC \times H	.83	.29	2.26	1.98	6.80**	4.31*	4.60*	5.31*	3.75*
R \times H	3.42*	3.78* (€:69)	2.61	4.07* (€:73)	7.75** (€:68)	12.93*** (€:57)	12.33*** (€:63)	8.40***	10.69***
RC \times R \times H	1.68 (€:56)	2.47*	1.46	1.78 (€:48)	1.42 (€:40)	1.18 (€:49)	2.14 (€:64)	1.83 (€:57)	2.89*

Notes. Significant differences are shown in bold characters. RC = Response Category factor; ML = Midline factor; R = Region factor; H = Hemisphere factor; € = epsilon value. Degrees of freedom in ANOVA (Response Category \times Midline): RC = 2,36; ML = 2,36; RC \times ML = 6,108. Degrees of freedom in ANOVA (Response Category \times Region \times Hemisphere): RC = 2,34; R = 3,51; H = 1,17; RC \times R = 6,102; RC \times H = 2,34; R \times H = 3,51; RC \times R \times H = 6,102.

* $p < .05$. ** $p < .01$. *** $p < .001$.

^mmarginally significant differences (between .051 and .060).

In the final interval, 1,750–2,000 ms, the Response Category \times ROI \times Hemisphere interaction was significant, as the mean amplitude was more positive in K and DK than in TOT at frontal and central regions in both hemispheres. At the temporal region in the left hemisphere, there were differences between K and TOT, and in the same region in the right hemisphere the amplitude was significantly more positive in K and DK than in TOT. In the parietal-occipital region in the left hemisphere, the mean amplitude was more positive in DK than in TOT, and in the right hemisphere the amplitude was more positive in K and DK than in TOT.

Lateralized readiness potential (LRP). The grand-averaged s-LRP and r-LRP waveforms for each response category (K, TOT, and DK) are shown in Figure 5. The t values for s-LRP and r-LRP onset latencies and for mean amplitudes over the intervals evaluated are given in Table 2.

For s-LRP onset latencies, the t tests revealed significant differences between K (362 ms, SD : 113 ms) and DK (480 ms, SD : 149 ms), and between K (363 ms, SD : 105 ms) and TOT (460 ms, SD : 113 ms). There were no differences between the TOT and DK categories. The mean amplitude of s-LRP in the 600–800 ms interval was significantly larger in K ($-65 \mu V$, SD : $1.09 \mu V$) than in TOT ($-07 \mu V$, SD : $1.35 \mu V$) and no differences were observed in the other comparisons.

For r-LRP onset latencies, the t test revealed a marginally significant difference between TOT and DK, as the onset was earlier in DK (-415 ms, SD : 190 ms) than in TOT (-293 ms, SD : 73 ms). There were no differences with regard to the mean amplitudes.

Discussion

In the present study, three main aims were proposed: (1) to determine whether the access to semantic and lexical information is similar between the TOT state and successful naming (K category) or whether the access to this kind of information in TOT state is affected; (2) to establish the temporal interval of TOT genesis; and (3) to obtain the electrophysiological correlates of the TOT consequences (i.e., continuous search for information and conflict monitoring once the TOT state is established).

The comparison of the visual percept with the representation of faces stored in FRUs has been associated with ERP modulations in the 200–300 ms interval (Bindemann, Burton, Leuthold, & Schweinberger, 2008; Herzmann, Schweinberger, Sommer, & Jentzsch, 2004; Herzmann & Sommer, 2007; Milivojevic, Clapp, Johnson, & Corballis, 2003; Pfütze, Sommer, & Schweinberger, 2002; Schweinberger, Pickering, Jentzsch, Burton, & Kaufmann, 2002). In the present study, P2 component was observed at parietal-occipital positions in this time interval. The mean amplitude in the interval was similar between K and TOT categories, consistent with data of previous studies (Díaz et al., 2007; Lindín & Díaz, 2010). Nevertheless, the mean amplitude was significantly larger in K than in DK. Milivojevic et al. (2003) showed that P250 is related to configural recognition, as it had greater amplitude for normal than for distorted (thatcherized) faces. Therefore, the smaller positive amplitude in DK than in K may indicate the lack of configural recognition in DK, probably reflecting the lower activation of the face representations or the lack of matches with a particular FRU.

The empirical data showed that parallel access to person-specific information stores takes place between 300 and 600 ms (Abdel-Rahman et al., 2002; Díaz et al., 2007; Huddy, Schweinberger, Jentzsch, & Burton, 2003). In the present study, two components were found in this interval: early P3 and N450. The mean

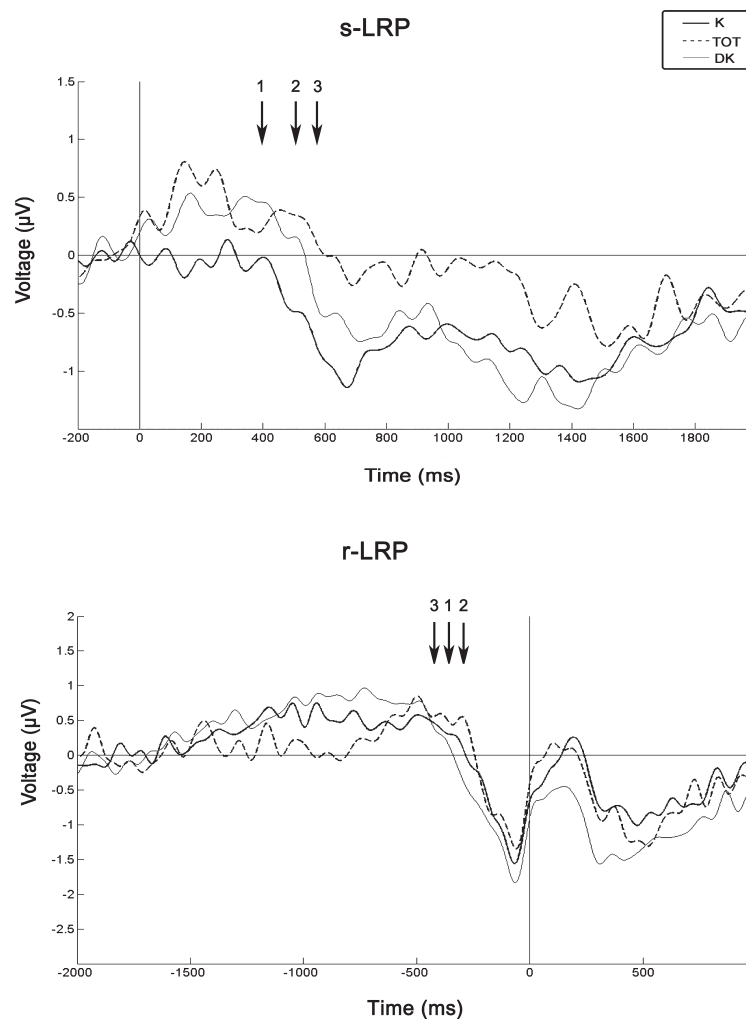


Figure 5. Grand-averaged stimulus-locked LRP (s-LRP—upper row) and response-locked LRP (r-LRP—lower row) waveforms for the K (thick line), TOT (dashed line), and DK (thin line) response categories. The onset of the s-LRP and r-LRP in each category, measured using the segmented regression method, is indicated by arrows (1 = K category; 2 = TOT category; 3 = DK category).

amplitude in the interval corresponding to early P3 component (300–400 ms) was larger in K and TOT than in DK, reflecting positive activation of PINs and access to semantic and lexical-phonological information in K and TOT, but a lack of activation of this information in DK. These data support the interpretation of Díaz et al. (2007) regarding the functional significance of early P3 component.

Following early P3, a negative wave with a mean latency of about 450 ms and maximum amplitude at frontal-central positions was found. Although the N450 component was not analyzed in the study of Díaz et al. (2007), a similar component was found in studies of face recognition, and it was identified as the N400 analog elicited by faces (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000; Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009a; Lindín & Díaz, 2010; Olivares, Iglesias, & Rodríguez-Holguín, 2003). Modulations in the N400-

analog interval in face recognition and identification tasks have been interpreted as indexes of the activation of knowledge about a person.

In the present study, the mean amplitude in the interval of N450 component was smaller for K and TOT categories than for DK. This result differs from findings of previous studies, in which the opposite pattern was found (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000; Jemel, Schuller, & Goffaux, 2010). However, the tasks used in previous studies (i.e., familiarity judgments or semantic classifications) were rather different than the task used here; in the present design, the main objective of participants was to access the person's name, and therefore it was necessary to access the lexical representation of the name. Moreover, Kutas and Federmeier (2000) and Lau, Almeida, Hines, and Poeppel (2009) pointed out that reductions in the N400 amplitude may reflect ease of lexical

Table 2. *t* Values for s-LRP and r-LRP Onset Latencies and Mean Amplitudes for Each Pair of Comparisons

	s-LRP		r-LRP	
	Onset latency	Mean amplitude (600–800 ms)	Onset latency	Mean amplitude (-200–0 ms)
K compared with DK	-2.34* (<i>df</i> : 11)	-.31 (<i>df</i> : 14)	.84 (<i>df</i> : 13)	.87 (<i>df</i> : 14)
K compared with TOT	-2.35* (<i>df</i> : 11)	-2.10* (<i>df</i> : 14)	-.75 (<i>df</i> : 9)	1.17 (<i>df</i> : 12)
TOT compared with DK	.8 (<i>df</i> : 12)	1.04 (<i>df</i> : 12)	2.12^m (<i>df</i> : 9)	-.10 (<i>df</i> : 10)

Notes. Significant differences are shown in bold characters.

* $p < .05$.

^mmarginally significant differences (between .051 and .06).

access resulting from priming or preactivation. The reduced amplitude in K and TOT may reflect facilitated access of stored lexical information due to preactivation of the corresponding lexical entries in those categories. In accordance with the model of Valentine et al. (1996), such preactivation would be caused by top-down influences, given the parallel access to semantic and lexical stores and the bilateral excitatory connections among them, once the PINs have been activated.

Therefore, the results obtained for P2, early P3, and N450 components showed the existence of clear amplitude differences between K-TOT and DK, indicating a similar processing between K and TOT at these stages, in accordance with behavioral data and cognitive models of face recognition and naming. Consequently, in accordance with the transmission deficit hypothesis of Burke et al. (1991), the main cause of the TOT state is probably the insufficient phonological access due to weaker connections between the lexical and phonological nodes.

Consistently, an earlier onset of the s-LRP was obtained in K than in TOT, implying a slowing down in the response selection in TOT. These data suggest that the recovery of enough phonological information about the name in order to select the manual response was faster in K than in TOT, specifically 100 ms faster. The s-LRP onset in K category was around 360 ms, coinciding with early P3 component of the direct waveform, which supports parallel access to semantic and lexical-phonological information once the PINs have been activated. The successful spread of activation across lexical and phonological nodes in K led to an earlier response selection, whereas the lower activation of those nodes or the weaker connections between lexical and phonological stores in TOT delayed the response selection. In addition, the amplitude of s-LRP was greater in K than in TOT, probably reflecting more confidence in the response selected in K, or that more processing resources were allocated to the motor process in this category (Carrillo-de-la-Peña, Galdo-Álvarez, & Lastra-Barreira, 2008; Carrillo-de-la-Peña, Lastra-Barreira, & Galdo-Álvarez, 2006), which would be consistent with a division of resources between the response selection and the continued phonological search in memory stores during a TOT state (Maril, Simons, Weaver, & Schacter, 2005).

It seems paradoxical that no differences were found between K and TOT in direct ERP components around the intervals in which the s-LRP showed differences between K and TOT. However, these results agree with previous behavioral data that showed an effective access to semantic and lexical information in TOT, just as in successful naming, but only a partial access to phonological information (Bock & Levelt, 1994; Burke et al., 1991; Dell et al., 1997; Gollan & Brown, 2006; Harley & Bown, 1998; Levelt et al., 1999), which may result in a delay in the selection of the response in TOT but a similar direct ERP waveform with respect to K.

The onset of the s-LRP was also earlier in K than in DK. The selection of the response just after the N450 ms in DK, around 480 ms, appears to support a strategy based on taking a decision on the basis of an attempt to identify all the faces completely, independently of whether the face is recognized or not. In accordance with Debruille, Pineda, and Renault (1996), top-down mechanisms may favor activation of representations of stimuli that are congruent with the context, and representations of famous people, even if inaccurate, receive an additional amount of activation in contexts wherein known faces are expected.

Once the TOT state has been established, subsequent processing is characterized by a continuous search of information and conflict monitoring, as was established in neuroimaging (Kikyo et al., 2001; Maril et al., 2001) and MEG studies (Lindín et al., 2010). In the previous studies of Díaz et al. (2007) and Lindín and Díaz (2010), a positive component, named late P3, was observed in the 550–750 ms interval, and had larger amplitude in K than in TOT, which was interpreted as a consequence of the established TOT state due to differences between the response categories in the effective processing resources dedicated to stimulus evaluation and classification, based on the lexical-phonological information retrieved.

Unlike previous studies, in the present one there were no significant differences in mean amplitude between the K and TOT categories in the interval corresponding with late P3 component. Nevertheless, the mean amplitude was significantly larger in K than in DK, but only marginally larger in TOT than in DK. This appears to indicate a ranking in the late P3 amplitudes in the different categories, with the largest in K, followed by TOT, and finally DK. The reduced amplitude in this interval in DK suggests that the categorization was not made on the basis of the lexical-phonological information (as no information was retrieved), but was probably made on familiarity and on the lack of semantic and lexical information. In accordance with data obtained for the s-LRP, the largest amplitude observed in K suggests complete activation of the lexical-phonological route, and therefore the allocation of processing resources to the stimulus categorization. The intermediate position of the TOT amplitude may be due to the division of resources between the stimulus categorization and the continued search for information, due to the retrieval of partial phonological information about the name.

This pattern was established in subsequent intervals, between 750 ms and 1,350 ms, in which significant larger positive amplitudes were observed in K than in TOT, probably reflecting insufficient activation of the lexical-phonological route in TOT and the continued search for the name, in accordance with the predictions from the models of Valentine et al. (1996) and Burke et al. (1991). Although such modulations of ERP amplitudes are consistent with the findings of previous studies (Díaz et al., 2007; Lindín & Díaz,

2010), the time interval in which they took place was different (550–750 ms in the previous studies compared with 750–1,350 in the present study), which may be related to the different duration of the presentation of the face stimuli (1,000 ms compared with 314 ms in previous studies), although further investigation is needed in order to confirm this.

In the previous study of Díaz et al. (2007), amplitude differences were observed between the categories in a LNW identified in latter intervals. But, those differences were modulated by the motor activity related to the verbal response (Buján et al., 2009; Lindín & Díaz, 2010). In the present study, the task design included a delay between the responses, which enabled us to study the latter intervals avoiding the influence of verbal motor activity, and no LNW was identified. From 1,350 ms onwards, the mean amplitude was more negative in TOT than in K and in DK, indicating that in TOT the processing resources may still be involved in the search for lexical-phonological information about the person, reflecting a continued but unsuccessful effort in this category in order to resolve the conflict, whereas in K and in DK the processing resources may be completely released.

The consequences of the TOT state can be also seen in the analysis of the r-LRP. The onset latency of the r-LRP in TOT was around 280 ms, the latest of the three categories. Although no significant differences were observed between K and TOT, marginally significant differences were obtained between TOT and DK, whereas K was in intermediate position, indicating a delay in the effective motor preparation in TOT, probably due to the continued search for information in memory stores and the attempt to resolve the cognitive conflict.

Finally, taken together the results obtained for both s-LRP and r-LRP allow us to explain the behavioral data obtained in the present study in relation to the data obtained in previous ones.

The results found by Buján et al. (2009) showed that a lengthening in motor processes would cause the slower RTs in TOT than in K. The LRP results from the present study support this hypothesis. The differences in RT between K and TOT strongly corresponded to the sum of the differences in both s-LRP and r-LRP onset latencies, thus the differences can be attributed to a delay in the TOT category, in both the response selection (due to the retrieval of incomplete phonological information) and in the effective motor preparation (probably due to the continued search for information in memory stores). In addition, the differences in RT between K and DK corresponded to the slowing observed in the s-LRP onset latency in DK with respect to K and therefore may be related to a delay in the response selection in the DK condition.

The current study shed light on the temporal dynamics of the brain electrical activity during the face-naming and TOT state; nevertheless, in future studies the analysis of neural sources of this activity might be addressed, taking into account recent findings with magnetic resonance imaging (MRI) (Shafto, Burke, Stamatakis, Tam, & Tyler, 2007) and MEG (Lindín et al., 2010).

In summary, the present study showed that the recognition and access to semantic and lexical information is similar between the successful naming and the TOT state, as differences were found in P2, early P3, and N450 between K-TOT and DK, but not between K and TOT. The selection of the response (s-LRP) in K took place around 360 ms; however, the insufficient phonological access in TOT might delay the response selection, as s-LRP onset took place 100 ms later. Finally, the consequences of TOT (continuous search for the name and conflict monitoring) were reflected in differences in amplitude between TOT and the other categories from 750 ms onwards as well as in a delayed onset of response preparation (r-LRP).

References

- Abdel-Rahman, R., Sommer, W., & Schweinberger, S. R. (2002). Brain-potential evidence for the time course of access to biographical facts and names of familiar persons. *Journal of Experimental Psychology—Learning Memory and Cognition*, 28, 366–373. doi: 10.1037/0278-7393.28.2.366
- Begleiter, H., Porjesz, B., & Wang, W. Y. (1995). Event-related brain potentials differentiate priming and recognition to familiar and unfamiliar faces. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94, 41–49. doi: 10.1016/0013-4694(94)00240-L
- Bentin, S., & Deouell, L. Y. (2000). Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 35–54. doi: 10.1080/026432900380472
- Bindemann, M., Burton, A. M., Leuthold, H., & Schweinberger, S. R. (2008). Brain potential correlates of face recognition: Geometric distortions and the N250r brain response to stimulus repetitions. *Psychophysiology*, 45, 535–544. doi: 10.1111/j.1469-8986.2008.00663.x
- Bock, K., & Levelt, W. J. M. (1994). Language production: Grammatical encoding. In M. A. Gernsbacher (Ed.), *Handbook of psycholinguistics* (pp. 945–984). San Diego, CA: Academic Press.
- Brown, R., & McNeill, D. (1966). The “tip of the tongue” phenomenon. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 5, 325–337. doi: 10.1016/S0022-5371(66)80040-3
- Bruce, V., & Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305–327. doi: 10.1111/j.2044-8295.1986.tb02199.x
- Buján, A., Lindín, M., & Díaz, F. (2009). Movement related cortical potentials in a face naming task: Influence of the tip-of-the-tongue state. *International Journal of Psychophysiology*, 72, 235–245. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2008.12.012
- Burke, D. M., MacKay, D. G., Worthley, J. S., & Wade, E. (1991). On the tip of the tongue: What causes word finding failures in young and older adults? *Journal of Memory and Language*, 30, 542–579. doi: 10.1016/0749-596X(91)90026-G
- Caramazza, A., & Miozzo, M. (1997). The relation between syntactic and phonological knowledge in lexical access: Evidence from the ‘tip-of-the-tongue’ phenomenon. *Cognition*, 64, 309–343. doi: 10.1016/S0010-0277(97)00031-0
- Carrillo-de-la-Peña, M. T., Galdo-Álvarez, S., & Lastra-Barreira, C. (2008). Equivalent is not equal: Primary motor cortex (MI) activation during motor imagery and execution of sequential movements. *Brain Research*, 1226, 134–143. doi: 10.1016/j.brainres.2008.05.089
- Carrillo-de-la-Peña, M. T., Lastra-Barreira, C., & Galdo-Álvarez, S. (2006). Limb (hand vs. foot) and response conflict have similar effects on event-related potentials (ERPs) recorded during motor imagery and overt execution. *European Journal of Neuroscience*, 24, 635–643. doi: 10.1111/j.1460-9568.2006.04926.x
- Coles, M. G. H. (1989). Modern mind-brain reading: Psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology*, 26, 251–269. doi: 10.1111/j.1469-8986.1989.tb01916.x
- Debrulle, J. B., Pineda, J., & Renault, B. (1996). N400-like potentials elicited by faces and knowledge inhibition. *Cognitive Brain Research*, 4, 133–144. doi: 10.1016/0926-6410(96)00032-8
- Dell, G. S., Schwartz, M. F., Martin, N., Saffran, E. M., & Gagnon, D. A. (1997). Lexical access in aphasic and nonaphasic speakers. *Psychological Review*, 104, 801–838. doi: 10.1037/0033-295X.104.4.801
- Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., & Juncos-Rabadán, O. (2007). An event-related potentials study of face identification and naming: The tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology*, 44, 50–68. doi: 10.1111/j.1469-8986.2006.00483.x
- Eimer, M. (2000). Event-related brain potentials distinguish processing stages involved in face perception and recognition. *Clinical Neurophysiology*, 111, 694–705. doi: 10.1016/S1388-2457(99)00285-0

- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009a). The effect of age on event-related potentials (ERP) associated with face naming and with the tip-of-the-tongue (TOT) state. *Biological Psychology*, 81, 14–23. doi: 10.1016/j.biopsycho.2009.06.003
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009b). Naming faces: A multi-disciplinary and integrated review. *Psicothema*, 21, 521–527.
- Gollan, T. H., & Brown, A. S. (2006). From tip-of-the-tongue (TOT) data to theoretical implications in two steps: When more TOTs means better retrieval. *Journal of Experimental Psychology: General*, 135, 462–483. doi: 10.1037/0096-3445.135.3.462
- Gratton, G., Coles, M. G. H., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and poststimulus activation of response channels: A psychophysiological analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 14, 331–344. doi: 10.1037/0096-1523.14.3.331
- Harley, T. A., & Bown, H. E. (1998). What causes a tip-of-the-tongue state? Evidence for lexical neighbourhood effects in speech production. *British Journal of Psychology*, 89, 151–174. doi: 10.1111/j.2044-8295.1998.tb02677.x
- Herzmann, G., Schweinberger, S. R., Sommer, W., & Jentsch, I. (2004). What's special about personally familiar faces? A multimodal approach. *Psychophysiology*, 41, 688–701. doi: 10.1111/j.1469-8986.2004.00196.x
- Herzmann, G., & Sommer, W. (2007). Memory-related ERP components for experimentally learned faces and names: Characteristics and parallel-test reliabilities. *Psychophysiology*, 44, 262–276. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00505.x
- Huddy, V., Schweinberger, S. R., Jentsch, I., & Burton, A. M. (2003). Matching faces for semantic information and names: An event-related brain potentials study. *Cognitive Brain Research*, 17, 314–326. doi: 10.1016/S0926-6410(03)00131-9
- Jemel, B., Schuller, A. M., & Goffaux, V. (2010). Characterizing the spatio-temporal dynamics of the neural events occurring prior to and up to overt recognition of famous faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 2289–2305. doi: 10.1162/jocn.2009.21320
- Kikyo, H., Ohki, K., & Sekihara, K. (2001). Temporal characterization of memory retrieval processes: An fMRI study of the “tip of the tongue” phenomenon. *European Journal of Neuroscience*, 14, 887–892. doi: 10.1046/j.0953-816x.2001.01711.x
- Kolev, V., Falkenstein, M., & Yordanova, J. (2006). Motor-response generation as a source of aging-related behavioural slowing in choice-reaction tasks. *Neurobiology of Aging*, 27, 1719–1730. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2005.09.027
- Kutas, M., & Federmeier, K. D. (2000). Electrophysiology reveals semantic memory use in language comprehension. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 463–470. doi: 10.1016/S1364-6613(00)01560-6
- Lau, E., Almeida, D., Hines, P. C., & Poeppel, D. (2009). A lexical basis for N400 context effects: Evidence from MEG. *Brain and Language*, 111, 161–172. doi: 10.1016/j.bandl.2009.08.007
- Levelt, W. J. M. (1989). *Speaking: From intention to articulation*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Levelt, W. J. M., Roelofs, A., & Meyer, A. S. (1999). A theory of lexical access in speech production. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 1–75. doi: 10.1017/S0140525X99001776
- Lindín, M., & Díaz, F. (2010). Event-related potentials in face naming and tip-of-the-tongue state: Further results. *International Journal of Psychophysiology*, 77, 53–58. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2010.04.002
- Lindín, M., Díaz, F., Capilla, A., Ortiz, T., & Maestú, F. (2010). On the characterization of the spatio-temporal profiles of brain activity associated with face naming and the tip-of-the-tongue state: A magnetoencephalographic (MEG) study. *Neuropsychologia*, 48, 1757–1766. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.025
- Makeig, S., Jung, T. P., Bell, A. J., Ghahremani, D., & Sejnowski, T. J. (1997). Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 10979–10984. doi: 10.1073/pnas.94.20.10979
- Maril, A., Simons, J. S., Weaver, J. J., & Schacter, D. L. (2005). Graded recall success: An event-related fMRI comparison of tip of the tongue and feeling of knowing. *NeuroImage*, 24, 1130–1138. doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.10.024
- Maril, A., Wagner, A. D., & Schacter, D. L. (2001). On the tip of the tongue: An event-related fMRI study of semantic retrieval failure and cognitive conflict. *Neuron*, 31, 653–660. doi: 10.1016/S0896-6273(01)00396-8
- Milivojevic, B., Clapp, W. C., Johnson, B. W., & Corballis, M. C. (2003). Turn that frown upside down: ERP effects of thatcherization of misorientated faces. *Psychophysiology*, 40, 967–978. doi: 10.1111/1469-8986.00115
- Miozzo, M., & Caramazza, A. (1997). Retrieval of lexical-syntactic features in tip-of-the-tongue states. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23, 1410–1423. doi: 10.1037/0278-7393.23.6.1410
- Oldfield, R. C. (1971). Assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97–113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4
- Olivares, E. I., Iglesias, J., & Rodríguez-Holguín, S. (2003). Long-latency ERPs and recognition of facial identity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 136–151. doi: 10.1162/089892903321107873
- Pfütze, E. M., Sommer, W., & Schweinberger, S. R. (2002). Age-related slowing in face and name recognition: Evidence from event-related brain potentials. *Psychology and Aging*, 17, 140–160. doi: 10.1037/0882-7974.17.1.140
- Praamstra, P., Plat, E. M., Meyer, A. S., & Horstink, M. W. (1999). Motor cortex activation in Parkinson's disease: Dissociation of electrocortical and peripheral measures of response generation. *Movement Disorders*, 14, 790–799. doi: 10.1002/1531-8257(199909)14:5<790::AID-MDS1011>3.0.CO;2-A
- Schwarzenau, P., Falkenstein, M., Hoormann, J., & Hohnsbein, J. (1998). A new method for the estimation of the onset of the lateralized readiness potential (LRP). *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 30, 110–117. doi: 10.3758/BF03209421
- Schweinberger, S. R., Pickering, E. C., Jentsch, I., Burton, A. M., & Kaufmann, J. M. (2002). Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 14, 398–409. doi: 10.1016/S0926-6410(02)00142-8
- Shafit, M. A., Burke, D. M., Stamatakis, E. A., Tam, P. P., & Tyler, L. K. (2007). On the tip-of-the-tongue: Neural correlates of increased word-finding failures in normal aging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 2060–2070. doi: 10.1162/jocn.2007.19.12.2060
- Valentine, T., Brennen, T., & Brédart, S. (1996). *The cognitive psychology of proper names*. London, UK: Routledge.
- Van der Lubbe, R. H. J., & Verleger, R. (2002). Aging and the Simon task. *Psychophysiology*, 39, 100–110. doi: 10.1017/S0048577201020042
- van Turenout, M., Hagoort, P., & Brown, C. M. (1997). Electrophysiological evidence on the time course of semantic and phonological processes in speech production. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23, 787–806. doi: 10.1037/0278-7393.23.4.787

(RECEIVED July 6, 2011; ACCEPTED February 8, 2012)

Estudio 2.2. Efectos del envejecimiento en la denominación de caras y el fenómeno “de la punta de la lengua” (TOT): estudio piloto a través de potenciales evocados.

El cuarto y último de los trabajos que componen esta Tesis Doctoral es un estudio piloto, inédito, diseñado para evaluar el efecto de la edad sobre los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo (ERPs directos) y con la programación motora (LRP) durante la tarea de denominación de caras utilizada en el Estudio 2.1. El objetivo principal fue comprobar qué fases implicadas en la denominación de caras son sensibles al efecto del envejecimiento y determinar la causa y dinámica temporal del estado TOT en personas de edad avanzada. Los resultados obtenidos pusieron de manifiesto diferencias relevantes en el procesamiento de la información entre la muestra de jóvenes y de mayores, sugiriendo la existencia de déficits en la activación de la información en los participantes de mayor edad. No obstante, la causa del estado TOT y el intervalo en que se generó parecen coincidir para ambos grupos de edad: activación insuficiente de información fonológica a partir de los 400 ms aproximadamente. Además, la mayor duración del r-LRP en los participantes mayores parece explicar el enlentecimiento conductual obtenido recurrentemente en personas de edad avanzada.

Título Efectos del envejecimiento en la denominación de caras y el fenómeno “de la punta de la lengua” (TOT): estudio piloto a través de potenciales evocados

Autores Ana Buján, Santiago Galdo-Álvarez, Mónica Lindín y Fernando Díaz

Afiliación Laboratorio de Psicofisiología e Neurociencia Cognitiva, Facultade de Psicología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Galiza, Spain.

Número de páginas 27 (incluyendo Referencias)

Número de figuras 4

Número de tablas 3

Resumen

El objetivo principal del presente trabajo fue determinar los efectos del envejecimiento sano sobre los procesos implicados en la denominación exitosa de caras, el fenómeno TOT y el desconocimiento del personaje, a través del análisis de los ERPs ante una tarea de denominación de caras. Durante la denominación exitosa, en comparación con los jóvenes, los participantes mayores mostraron una menor amplitud en localizaciones posteriores y una mayor amplitud en localizaciones frontales, en intervalos temporales relacionados con el reconocimiento de la cara y acceso a información semántica, sugiriendo la puesta en marcha de mecanismos compensatorios. Se encontró una demora en la selección de la respuesta (s-LRP) en la condición TOT con respecto a la denominación exitosa en ambos grupos de edad, confirmando que la génesis del estado TOT se produce alrededor de los 400 ms, probablemente debido a la activación insuficiente de información léxico-fonológica. Finalmente, los análisis para el r-LRP mostraron un comienzo más temprano en los participantes de mayor edad, lo que explicaría el enlentecimiento conductual observado en los mayores.

El estado de la punta de la lengua (TOT) es un fenómeno que consiste en la incapacidad temporal para recuperar una palabra determinada, a pesar de la consciencia de que en efecto se conoce dicha palabra, y que viene acompañada de la sensación de que se recuperará de manera inminente. Esta disociación convierte al estado TOT en un fenómeno idóneo para estudiar los procesos implicados en la producción del lenguaje, concretamente, en la denominación.

Desde la *hipótesis del déficit de transmisión* (Burke, MacKay, Worthley, & Wade, 1991; MacKay & Burke, 1990) se propone que los estados TOT son causados por un déficit en la transmisión de la activación desde los nodos léxicos a los nodos fonológicos. Los autores atribuyeron el debilitamiento de esas conexiones al uso poco frecuente del nombre que intenta ser recuperado y/o a la cantidad de tiempo que ha pasado desde la última recuperación del mismo. Por ello, dos factores han sido relacionados con la incidencia de estados TOT; por un lado, la recuperación de nombres propios, al ser únicos y relativos a personas u objetos únicos, dan lugar a una mayor proporción de estados TOT que los nombres comunes, por lo que tareas de denominación de caras son de gran utilidad para provocar estados TOT en contextos experimentales. Además, el modelo propuesto por Burke et al. (1991) predice que el envejecimiento debilitaría las conexiones entre los nodos, reduciendo así la cantidad de activación que fluye desde los nodos de los niveles semánticos hacia los fonológicos, dando lugar a que aumenten los fallos en la denominación de caras y el número de TOTs, predicciones que han sido apoyadas por los datos de la mayoría de estudios conductuales (Burke et al., 1991; Burke, Locantore, Austin, & Chae, 2004; Cross & Burke, 2004; Evrard, 2002; Fogler & James, 2007; Gollan & Brown, 2006; James, 2006; Vitevitch & Sommers, 2003; White & Abrams, 2002).

Existen pocos trabajos que hayan tratado de estudiar la actividad cerebral asociada a los procesos implicados en el reconocimiento y denominación de caras durante el envejecimiento, y aún menos los que se han centrado en el fenómeno TOT en personas mayores. Recientemente se obtuvieron evidencias a favor de la *hipótesis del déficit de transmisión* a partir de datos de neuroimagen por resonancia magnética estructural –MRI- (Shafto, Burke, Stamatakis, Tam, & Tyler, 2007) y funcional –fMRI- (Shafto, Stamatakis, Tam, & Tyler, 2010). Shafto y colaboradores utilizaron una tarea de denominación de caras de celebridades (similar a la utilizada por Díaz, Lindín, Galdo-Álvarez, Facal, & Juncos-Rabadán, 2007), encontrando que el número de TOTs correlacionaba positivamente con la edad y con la atrofia en la materia gris de la ínsula izquierda, región implicada en el procesamiento fonológico. Los autores concluyeron que existiría un déficit fonológico en la recuperación de palabras que aumentaría con la edad debido a los efectos de la atrofia cerebral sobre el funcionamiento de la red de producción de palabras.

En un estudio de ERPs utilizando también una tarea de denominación de caras de celebridades, Galdo-Álvarez, Lindín, y Díaz (2009b) observaron que, al contrario que en los participantes más jóvenes, en el grupo de mayores no existían diferencias en ninguno de los parámetros de ERPs entre la denominación exitosa y los estados TOT. No obstante, sí encontraron otros efectos relacionados con la edad, como mayores RTs y latencias más tardías en componentes relacionados con procesos post-perceptivos (P2, P3 temprana y N400) en el grupo de mayores. A la vista de estos datos, los autores concluyeron que el enlentecimiento observado en los participantes mayores podía ser explicado por una demora en los procesos relacionados con el reconocimiento de la cara y el acceso a información específica de la persona. Pero, la demora total provocada por estas diferencias fue de tan sólo 100 ms, demora que no explica íntegramente el enlentecimiento conductual (cercano a los 900 ms) observado en los mayores.

Falkenstein, Yordanova, y Kolev (2006) pusieron de manifiesto que el enlentecimiento conductual en una tarea de RT de elección múltiple, observado en una muestra de mayores, era debido a una prolongación del proceso de generación de la respuesta motora y no a procesos relacionados con el procesamiento del estímulo o con la selección de la respuesta. En esta línea, Buján, Lindín, y Díaz (2010), empleando la misma tarea que la utilizada en el trabajo de Galdo-Álvarez et al. (2009b), analizaron los MRCPs en el grupo de participantes mayores y los compararon con los obtenidos en una muestra de participantes jóvenes. En este estudio se puso de manifiesto que el componente 1st-RP era de mayor amplitud y más duradero en los participantes mayores que en los participantes jóvenes, sobre todo en la condición TOT, sugiriendo que el enlentecimiento conductual observado era debido en buena parte a un alargamiento de los procesos relacionados con la preparación del movimiento. No obstante, estos resultados no permitieron distinguir si este alargamiento era debido a una demora en los mecanismos relacionados con la selección de la respuesta o con procesos puramente motores.

En el presente estudio, el principal objetivo fue profundizar en la dinámica cerebral del reconocimiento y la denominación de caras y el fenómeno TOT en personas mayores, analizando los componentes de ERPs en una nueva tarea de denominación. Aunque en un estudio previo se analizaron los efectos del envejecimiento entre una condición de denominación exitosa y el estado TOT (Galdo-Álvarez et al., 2009b), sería preciso definir mejor las distintas fases del proceso de denominación de caras y cuáles de estas fases son moduladas por el efecto de la edad. Para ello, se compararon tres condiciones de respuesta: una condición en la que se accede y denomina correctamente la cara de un personaje famoso, una condición en la que no existía reconocimiento de la cara (y por tanto, tampoco se conocía el nombre) y una condición en la que se reconocía la

cara y se accedía a determinada información específica de la misma, pero en la que no se recuperaba el nombre del personaje, es decir, el estado TOT.

Dicha tarea fue previamente empleada por Buján, Galdo-Álvarez, Lindín, y Díaz (2012) en una muestra de participantes jóvenes, encontrando diferencias entre las condiciones en las que se reconoce la cara (denominación exitosa y estado TOT) y la condición en la que no se produce dicho reconocimiento desde el componente P2, es decir, en el intervalo temporal entre 200 y 300 ms. El origen del estado TOT, debido a una activación insuficiente de la información fonológica, causaba una demora en la selección de la respuesta a partir de los 360 ms, mientras que la búsqueda infructuosa del nombre en dicha condición daba lugar a diferencias en los ERPs respecto a las condiciones de denominación exitosa y de no reconocimiento de la cara en intervalos tardíos (entre los 1350 y los 2000 ms). Teniendo en cuenta estos resultados, el presente trabajo se enfoca como un estudio piloto con el que se pretende alcanzar los siguientes objetivos:

Comprobar qué fases del procesamiento de denominación de caras (codificación estructural, reconocimiento, acceso a información específica semántica y léxico-fonológica) presentan variaciones entre una muestra de jóvenes y una muestra de personas mayores mediante el estudio de sus correlatos electrofisiológicos.

Determinar si el origen del estado TOT en personas mayores es debido, al igual que en los jóvenes, a una activación insuficiente de la información fonológica causando una demora en la selección de la respuesta a partir de los 360 ms.

Clarificar si el enlentecimiento conductual en los mayores está determinado por procesos relacionados con la selección de la respuesta y/o con la preparación efectiva del movimiento. De acuerdo con el estudio previo de Falkenstein et al. (2006) se espera

obtener una demora en los procesos relacionados con la preparación y la ejecución de la respuesta motora (r-LRP).

Método

Participantes

Un total de 29 voluntarios sanos participaron en el estudio, incluyendo los 19 jóvenes que participaron en el estudio 3, y 10 adultos mayores (ver características de la muestra en la Tabla 1). Los grupos no difirieron en el nivel de educación, medido a través de los años de escolarización, ni en el nivel de vocabulario, medido a través de la puntuación en el sub-test de vocabulario de la *escala de inteligencia para adultos de Wechsler (Wechsler Adults Intelligence Scale-WAIS-Wechsler, 1988)*. Todos los participantes estaban sanos, con visión normal o corregida, sin historia de desórdenes neurológicos o psiquiátricos, de problemas motores o de dependencia y/o abuso de sustancias, y no habían estado bajo tratamiento con ningún tipo de medicación en las cuatro semanas previas al registro. Además, los participantes se mantuvieron abstinentes de tabaco y bebidas estimulantes al menos desde una hora antes de comenzar la sesión de registro, y no manifestaron fatiga. Veintisiete de los participantes eran diestros, uno era zurdo y otro ambidiestro (Inventario de lateralidad de Edimburgo-Oldfield, 1971). El estudio contó con la aprobación del comité ético local. Todos los participantes dieron su consentimiento informado previamente al inicio del estudio y ninguno de ellos estaba familiarizado con los protocolos empleados en el estudio.

(TABLA 1 AQUÍ)

Procedimiento

Los participantes permanecieron sentados en un sillón confortable dentro de una habitación aislada eléctricamente, con niveles de ruido y luz atenuados, y fueron instruidos para moverse lo menos posible durante el registro.

Los estímulos consistieron en fotografías de caras de personajes famosos. Las imágenes fueron obtenidas a partir de varias fuentes (por ejemplo, bases de datos digitales de los medios de comunicación o de Internet o imágenes digitalizadas de revistas). Las fotografías fueron editadas para obtener fondos, color, contraste y luminancia media homogéneos. Todas las imágenes mostraban una vista frontal de la cara, con una representación clara de todas sus características principales, sobre un fondo neutro. Se evitaron las expresiones faciales negativas, presentando tan sólo imágenes con expresiones neutras o ligeramente positivas.

A cada participante se le mostraron 300 fotografías, con una duración de 1000 ms, a una distancia de 1 m, con ángulo visual de $6.01^\circ \times 7.73^\circ$, en un monitor de 19 " con una frecuencia de refresco vertical de 120 Hz. Se presentaron 4 bloques de 75 fotos cada uno, con un intervalo inter-bloque de descanso de 90 s con el fin de evitar los efectos de la fatiga.

Durante la presentación de los estímulos, los participantes mantuvieron un punto de fijación central mirando a una cruz que aparecía en el centro de la pantalla durante los intervalos sin foto. En respuesta a cada fotografía (ver Figura 1 en Estudio 3), los participantes debían pulsar con manos diferentes y lo más rápidamente que pudieran, uno de dos botones (uno azul y uno rojo) de un dispositivo de respuesta, en función de si conocían o no el nombre del personaje. Así, debían presionar el botón azul con una mano si estaban seguros de que sabían el nombre de la persona y el botón rojo con la otra mano si estaban seguros de que no sabía el nombre. Las respuestas manuales fueron

contrabalanceadas tanto inter como intra-sujetos. Inmediatamente antes de la tarea, se presentó un bloque de práctica de 10 fotografías (diferente de la 300 utilizado en el estudio), para asegurar que los participantes habían entendido bien el procedimiento.

Un segundo después de pulsar la tecla correspondiente, se presentaban en la pantalla tres signos de interrogación y en ese momento los participantes tenían que producir una respuesta verbal. Si los participantes conocían el nombre de la persona, tenían dos opciones: (1) decir en voz alta el nombre de la persona famosa (categoría K); un segundo después de esta respuesta se presentaba la siguiente fotografía, o (2) decir en voz alta "No me sale", si estaban seguros de que sabían el nombre y sentían su recuerdo como inminente, pero no eran capaces de recuperarlo en ese momento (categoría TOT). Para comprobar que se trataban de TOTs positivos, se les preguntaba la profesión del personaje y se les presentaba una lista de tres nombres (un nombre correcto, un prime semántico y un nombre ficticio) ante los cuáles los participantes debían elegir el nombre que correspondía al personaje. Sólo aquellos ensayos en los que los participantes dieron la respuesta correcta a ambas preguntas fueron considerados como auténticos TOTs y sometidos a análisis. Tras la respuesta de los participantes a ambas preguntas, se presentaba la siguiente foto.

Si los participantes pulsaban la tecla que indicaba que no sabían el nombre, tenían que decir en voz alta "No lo sé" cuando aparecían los interrogantes (categoría DK). Tras responder de este modo, se les preguntaba si reconocían al personaje, de modo que estos ensayos fueron divididos en dos sub-categorías: 1) DK sin información semántica, si los participantes respondían que no conocían al personaje, 2) DK con información semántica, en caso de que los participantes sí conocieran al personaje y además contestaran correctamente a cuál era su profesión.

Monitorización electroencefalográfica (EEG)

La actividad EEG se registró mediante 49 electrodos activos insertados en un gorro según el Sistema Internacional 10-10, con referencia nasal y tierra frontopolar. Se utilizó un filtro analógico de paso de banda de 0.01-100 Hz y la señal fue digitalizada a 500 Hz. Simultáneamente a los registros de EEG, se llevó a cabo el registro de la actividad electro-oculográfica (EOG), con dos electrodos situados supra e infra-orbitalmente al ojo derecho (VEOG) y otros dos situados en el lateral de los cantos de cada ojo (HEOG). Todas las impedancias se mantuvieron por debajo de 10 k Ω .

Una vez almacenada la señal EEG, se le aplicó un filtro digital de paso de banda de 0,1-20 Hz (pendiente de 12 dB/octava) y los artefactos oculares fueron corregidos a través del análisis de componentes independientes (ICA) (Makeig, Jung, Bell, Ghahremani, & Sejnowski, 1997). Posteriormente, el EEG fue segmentado en épocas de 2200 ms sincronizadas con la presentación del estímulo (200 ms de línea base pre-estimular). Cada época fue clasificada a posteriori como K, TOT, DK sin información semántica, o DK con información semántica. Las épocas fueron ajustadas a una línea base de 200 ms. Por último, las épocas que excedían los $\pm 150 \mu\text{V}$ fueron rechazadas automáticamente, y las restantes fueron inspeccionadas individualmente para identificar aquellas que todavía mostraban artefactos. Para cada categoría de respuesta se promediaron por lo menos 25 épocas libres de artefactos. No se llevaron a cabo los análisis para la categoría DK con información semántica ya que el número de participantes con al menos 25 épocas no resultó suficiente.

Análisis de datos

Respecto a la ejecución, para cada categoría de respuesta (K, TOT y DK sin información semántica) se analizaron el porcentaje de respuestas y los tiempos de reacción (RTs)

medios entre la presentación del estímulo y la respuesta manual (sólo se consideraron los RTs por debajo de 3 desviaciones típicas con respecto a la media de todos los ensayos).

Con respecto a los ERPs, se obtuvieron 3 trazados para cada participante (uno para cada categoría de respuesta: K, TOT y DK sin información semántica) tanto para los ERPs directos como para el potencial de preparación lateralizado (LRP).

En base a las grandes medias, y siguiendo los criterios de medición utilizados en un trabajo previo (Buján et al., 2012), la latencia y amplitud de los componentes P1 y N170 se midieron en el pico máximo con respecto a la línea base: P1 en el intervalo entre 80-170 ms en O1, Oz, O2, P9 y P10; N170 en el intervalo entre 150-200 ms en P9, P10, PO7 y PO8. Para el resto de los componentes observados se optó por analizar las amplitudes promedio en los cuatro intervalos correspondientes: 200-300 ms (P2), 300-400 ms (P3 temprana), 400-550 ms (N450) y 550-750 ms (P3 tardía). Además, se analizaron las amplitudes promedio en cinco intervalos tardíos: 750-1000 ms, 1000-1350 ms, 1350-1550 ms, 1550-1750 ms y 1750-2000 ms. Las amplitudes promedio fueron tomadas en los electrodos de la línea media (Fz, Cz, Pz y Oz) y en ocho regiones de interés (ROI) (ver Figura 2 en Estudio 3): frontal izquierda (LF: AF3, AF7, F3, F5, F7), frontal derecha (RF: AF4, AF8, F4, F6, F8), central izquierda (LC: FC3, C3, C5, CP3), central derecha (RC: FC2, C4, C6, CP4), temporal izquierda (LT: FT7, FT9, T7, TP7, TP9), temporal derecha (RT: FT8, FT10, T8, TP8, TP10), parietooccipital izquierda (LPO: P3, P7, P9, PO7) y parietal-occipital derecha (RPO: P4, P8, P10, PO8).

El s-LRP y el r-LRP fueron calculados a través del método del promediado (Coles, 1989; Gratton, Coles, Sirevaag, Eriksen, & Donchin, 1988). No se analizó ninguno de los dos LRPs para la categoría de respuesta DK, puesto que los participantes mayores no obtuvieron las suficientes épocas para el promediado. El inicio del LRP en las dos categorías comparadas se midió utilizando el método de regresión segmentada

desarrollado por Schwarzenau, Falkenstein, Hoormann, y Hohnsbein (1998). Para obtener una medida de los recursos de procesamiento asignados a la preparación y ejecución de la respuesta, se midió la amplitud promedio en un intervalo alrededor del pico máximo (600 a 800 ms para el s-LRP, y -200 a 0 ms para el r-LRP).

Análisis estadísticos

Se llevó a cabo un ANOVA con un factor intra-grupo, Categoría de Respuesta, con tres niveles (K, TOT y DK) y un factor inter-grupo, Edad, con dos niveles (jóvenes y mayores) para analizar los porcentajes de respuesta y los RTs en las tres categorías de respuesta y en ambos grupos de edad.

Para comparar la latencia y amplitud de los componentes P1 y N170 se realizó un ANOVA con tres factores: dos factores intra-grupo, Categoría de Respuesta (con tres niveles: K, TOT y DK) y Posición del Electrodo (con cinco niveles para P1: Oz, O1, O2, P9 y P10; con cuatro niveles para N170: P9, P10, PO7 y PO8), y un factor inter-grupo (Edad, con dos niveles: jóvenes y mayores).

Para analizar las amplitudes promedio en los intervalos temporales medidos se realizaron dos tipos de ANOVAs: (1) ANOVA con dos factores intra-grupo, Categoría de Respuesta (con tres niveles: K, TOT y DK) y Electrodo (con cuatro niveles: Fz, Cz, Pz y Oz) y un factor inter-grupo, Edad (con dos niveles: jóvenes y mayores); y (2) ANOVA con tres factores intra-grupo, Categoría de Respuesta (con tres niveles: K, TOT y DK), Región (con cuatro niveles: frontal, central, temporal y parieto-occipital), y Hemisferio (con dos niveles: derecho e izquierdo), y un factor inter-grupo, Edad (con dos niveles: jóvenes y mayores).

Para comparar tanto la latencia de comienzo como la amplitud promedio del s-LRP y del r-LRP se llevó a cabo un ANOVA con dos factores, un factor intra-grupo,

Categoría de Respuesta (con dos niveles: K y TOT) y un factor inter-grupo, Edad (con dos niveles: jóvenes y mayores).

Se aplicó la corrección de Greenhouse-Geisser para los grados de libertad cuando no se cumplía la condición de esfericidad. Cuando los ANOVAs revelaron efectos significativos de los factores y/o sus interacciones, se realizaron a posteriori comparaciones múltiples por pares (ajustadas a la corrección de Bonferroni). Las diferencias en los resultados se consideraron significativas para valores de probabilidad menores de 0,05.

Resultados

Ejecución

Los participantes de mayor edad obtuvieron un porcentaje significativamente mayor de respuestas pertenecientes a la categoría TOT que los jóvenes (32 % versus 19 %; $F_{(2,54)} = 3,53$; $\epsilon = 0,714$; $p \leq 0,05$), mientras que en las otras dos categorías de respuesta no existieron diferencias (36 % y 33 % en K y 37 % y 27 % en DK, respectivamente para jóvenes y mayores) (Figura 1). El ANOVA (Edad \times Categoría de Respuesta) para los RTs (Figura 1) mostró un efecto significativo del factor Edad ($F_{(1,27)} = 36,9$; $p \leq 0,001$), siendo estos significativamente más largos en los adultos mayores (1837 ms) que en los jóvenes (1109 ms), y un efecto también significativo del factor Categoría de Respuesta ($F_{(2,54)} = 17,97$; $p \leq 0,001$), siendo los RTs mayores en las categorías TOT (1621 ms) y DK (1500 ms) que en la categoría K (1298 ms).

(FIGURA 1 AQUÍ)

Potenciales Evocados (ERPs)

ERPs directos. Las grandes medias para cada una de las categorías de respuesta (K, TOT y DK) y para ambos grupos se muestran en las Figuras 2 y 3. Los valores de F de los ANOVAs (Edad \times Categoría de Respuesta \times Electrodo y Edad \times Categoría de Respuesta

× Región × Hemisferio) para las amplitudes promedio en los intervalos temporales analizados se pueden ver en la Tabla 2.

(FIGURA 2 AQUÍ)

(FIGURA 3 AQUÍ)

Teniendo en cuenta los objetivos establecidos en el presente estudio, tan sólo se van a considerar de aquí en adelante los efectos debidos a los factores Edad y Categoría de Respuesta y sus interacciones. Las comparaciones para los factores Electrodo, Región, Hemisferio y sus interacciones se muestran en la Tabla 2.

(TABLA 2 AQUÍ)

Al igual que en el estudio previo de Galdo-Álvarez et al. (2009b), no se obtuvieron diferencias significativas, ni entre los grupos de edad ni entre las categorías de respuesta, en ninguno de los componentes más tempranos de los ERPs (P100 y N170).

En el intervalo 200-300 ms, los jóvenes mostraron mayor amplitud en la condición K y TOT que en la condición DK en la región parieto-occipital, mientras que los mayores obtuvieron mayor amplitud en la condición DK que en la condición K en la región temporal y marginalmente en la región central. Además, se encontró mayor amplitud en el grupo de participantes jóvenes que en el de mayores en la región parieto-occipital en la condición K, mientras que los participantes mayores mostraron mayor amplitud que los jóvenes en la región frontal para la condición TOT y en las regiones frontal y central para la condición DK.

Durante el intervalo comprendido entre los 300 y los 400, en el que se observó el componente P3 temprano, los participantes jóvenes mostraron mayor amplitud en la condición K y TOT que en la condición DK en la región frontal, central y parieto-

occipital, mientras que los mayores alcanzaron mayor amplitud en la condición DK que en la condición K en la región temporal. Además, los jóvenes obtuvieron mayor amplitud que los participantes de mayor edad en las regiones temporal y parieto-occipital para la condición K, en la región parieto-occipital para la condición TOT, y en la región temporal para la condición DK, mientras que los participantes mayores registraron mayor amplitud que los jóvenes en la región frontal para la condición DK.

En el intervalo entre 400 y 550 ms, en el que se identificó el componente N450, la amplitud fue significativamente mayor para el grupo de jóvenes en la condición DK que en las condiciones K y TOT en la región frontal, central y parieto-occipital, mientras que los mayores no mostraron diferencias entre categorías en ninguna región. Además, los mayores obtuvieron una mayor amplitud que los jóvenes en las regiones temporal y parieto-occipital para la condición K, mientras que los participantes jóvenes alcanzaron mayor amplitud que los mayores en la región frontal y marginalmente en la región central para la condición DK.

Con respecto al intervalo temporal de P3 tardía (550-750 ms), los jóvenes mostraron mayor amplitud en la condición K que en la condición DK en la región frontal, central y parieto-occipital, y mayor en la condición TOT que en la condición DK en la región parieto-occipital, mientras que los mayores no mostraron diferencias entre categorías en ninguna región. Además, la amplitud en las regiones central, temporal y parieto-occipital fue significativamente mayor en los jóvenes que en los mayores para la condición K, y marginalmente mayor en la región parieto-occipital en la condición TOT.

Durante el intervalo 750-1000 ms, los jóvenes mostraron mayor amplitud positiva en la condición K que en la condición DK en la región frontal, central y parieto-occipital, mientras que en los mayores no se encontraron diferencias entre las categorías en ninguna

región. Además, la amplitud media fue mayor en los jóvenes que en los mayores en las regiones central, temporal y parieto-occipital para la condición K.

En el siguiente intervalo, 1000-1350 ms, los participantes jóvenes mostraron mayor amplitud positiva en la condición K que en la condición TOT en la región frontal derecha, central derecha y marginalmente en la región frontal izquierda, así como una mayor amplitud positiva en la condición DK que en la condición TOT en la región parieto-occipital derecha. Por su parte, los mayores no mostraron ninguna diferencia entre categorías. El grupo de jóvenes mostró mayor amplitud positiva que el grupo de mayores en las cuatro regiones en ambos hemisferios para la condición K, y en la región temporal izquierda para la condición DK.

Durante el intervalo comprendido entre los 1350 y los 1550 ms, los jóvenes alcanzaron mayor amplitud positiva en las condiciones K y DK que en la condición TOT en las cuatro regiones en ambos hemisferios cerebrales, mientras que los mayores no mostraron diferencias. Además, en los participantes jóvenes obtuvieron mayor amplitud positiva que los mayores en las cuatro regiones para las condiciones K y DK.

Con respecto al intervalo 1550-1750 ms, se encontraron mayores amplitudes positivas en la condición K que en la condición TOT en las regiones frontal, central y parieto-occipital, y marginalmente en la región temporal. Los jóvenes mostraron mayor amplitud positiva en las condiciones K y DK que en la condición TOT, mientras que los mayores no mostraron ninguna diferencias entre categorías. Los jóvenes mostraron una mayor amplitud que los mayores en las condiciones K y DK.

En el intervalo final (1750-2000 ms), la amplitud fue más positiva en la condición K que en la condición TOT en las cuatro ROIs sobre los dos hemisferios, y más positiva en la condición DK que en la condición TOT en la región frontal en ambos hemisferios,

en la región central derecha y parieto-occipital derecha, y marginalmente en la región central izquierda.

LRP. La Figura 3 muestra las grandes medias del trazado del s-LRP y del r-LRP para las dos categorías de respuesta comparadas (K y TOT), en ambos grupos de edad. Los valores de F de los ANOVAs para la latencia de inicio y para la amplitud media se pueden ver en la Tabla 3.

(FIGURA 4 AQUÍ)

(TABLA 3 AQUÍ)

En cuanto al s-LRP, el ANOVA (Edad \times Categoría de Respuesta) para la latencia de inicio mostró un efecto significativo del factor Categoría de Respuesta, siendo la latencia mayor para la categoría TOT (506 ms) que para K (411 ms). El factor Edad y la interacción no resultaron significativas, aunque de acuerdo con los resultados obtenidos en el Estudio 3 las diferencias entre K y TOT en el grupo de jóvenes estuvieron cercanas a la significación ($p = 0,08$). El ANOVA (Edad \times Categoría de Respuesta) para la amplitud media en el intervalo 600-800 ms no mostró ningún efecto significativo, pero las comparaciones entre K y TOT en los jóvenes estuvieron próximas a la significación ($p = 0,07$), siendo la amplitud del componente mayor en la categoría de respuesta K.

El ANOVA (Edad \times Categoría de Respuesta) para la latencia de inicio del r-LRP mostró un efecto significativo del factor Edad, siendo la latencia de inicio en relación con la emisión de la respuesta más larga en el grupo de mayores (-758 ms) que en el de jóvenes (-298 ms). Asimismo, el ANOVA (Edad \times Categoría de Respuesta) para la amplitud promedio en el intervalo -200 a 0 también mostró un efecto del factor Edad, siendo la amplitud mayor en los participantes mayores (-2,55 μ V) que en el de jóvenes (-1,33 μ V).

Discusión

El presente trabajo se ha planteado como un estudio piloto, con una muestra limitada de participantes de edad avanzada, con el que se pretendían explorar dos cuestiones principales: (1) la génesis del estado TOT en personas mayores, para comprobar si, tal y como se observó en participantes jóvenes, es debida a una activación insuficiente de la información fonológica a partir de los 360 ms, y (2) si la selección de la respuesta y/o la preparación efectiva del movimiento determinan el enlentecimiento conductual en las personas de mayor edad.

Burke et al. (1991) predijeron que el debilitamiento de las conexiones entre los distintos nodos de información como consecuencia de la edad daría lugar a un mayor número de estados TOT en personas mayores que en jóvenes. La diferencia en el porcentaje de estados TOT entre participantes mayores y jóvenes (32% vs. 19%, respectivamente) parece confirmar dicha predicción. Además, consistente con estudios previos (e.g. Galdo-Álvarez et al., 2009b), los participantes mayores mostraron mayores RTs que los jóvenes, aunque en ambos grupos se obtuvieron mayores RTs en las condiciones TOT y DK que en la condición K.

Para los ERPs, se obtuvieron diferencias significativas entre el grupo de participantes mayores y el grupo de participantes jóvenes en todos los componentes e intervalos analizados, salvo en los relacionados con las primeras fases del procesamiento de caras (P1 y N170), lo que es consistente con estudios previos (Chaby, George, Renault, & Fiori, 2003; Chaby, Jemel, George, Renault, & Fiori, 2001; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Pfütz, Sommer, & Schweinberger, 2002). Este resultado parece confirmar que la edad no afecta a las fases perceptivas asociadas al procesamiento de las características estructurales de la cara.

En los intervalos 200-300 ms y 300-400 ms (correspondientes con los componentes P2 y P3 temprana, respectivamente), los participantes jóvenes mostraron mayor amplitud en las condiciones K y TOT que en DK, lo que cabe interpretar como un índice de una menor activación en la categoría DK que en las otras dos, de los nodos de reconocimiento facial (FRUs) y de identidad de la persona (PINs), debido al desconocimiento del nombre del personaje (ver Buján et al., 2012). Por el contrario, en los participantes mayores se observó una mayor amplitud en la categoría de respuesta DK que en K. Este resultado podría deberse al hecho de que las personas de edad avanzada tienen una mayor número de modelos de caras (FRUs) almacenados en memoria, lo que da lugar a que se deba comparar con una mayor cantidad de huellas en memoria para establecer su identidad, y más aún para determinar que no se encuentra en el almacén (Pfütze et al., 2002). Por tanto, la falta de concordancia de una cara con los modelos estructurales almacenados parece requerir en personas mayores más recursos de procesamiento en la búsqueda de la identidad del personaje.

Sin embargo, la menor amplitud de los trazados ERP en estos intervalos temporales, mostrada por los participantes mayores respecto a los jóvenes en las distintas condiciones en regiones posteriores, podría indicar que los participantes de mayor edad presentan déficits neurofuncionales en las regiones cerebrales implicadas en el reconocimiento de la cara, mientras que la mayor amplitud registrada en los participantes de edad avanzada en regiones frontales podría reflejar un mecanismo compensatorio de dichos déficits neurofuncionales, lo que explicaría que muestren un rendimiento similar a los jóvenes, en línea con la interpretación de estudios previos (Cabeza, 2002; Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002; Galdo-Álvarez, Lindín, & Díaz, 2009a; Galdo-Álvarez et al., 2009b).

En el intervalo correspondiente al componente N450 (400–550 ms), los jóvenes mostraron mayor amplitud en DK que en K y TOT, lo que se interpretó como un acceso facilitado al almacén léxico en las categorías K and TOT, favorecido éste por una pre-activación de las entradas léxicas correspondientes en dichas categorías. Esta pre-activación se consideró debida a un control de arriba-abajo (*top-down*) como consecuencia de (1) el acceso en paralelo a los almacenes semánticos y léxicos y (2) las conexiones excitatorias bilaterales que se establecen entre ambos almacenes una vez que han sido activados los PINs (Buján et al., 2012). En el grupo de mayores, sin embargo, no se observaron diferencias entre las categorías de respuesta en este intervalo, lo que podría reflejar un déficit en la pre-activación de las entradas léxicas para favorecer el acceso al almacén léxico. Esto explicaría además, la mayor amplitud de N450 mostrada por los mayores respecto a los jóvenes, en localizaciones posteriores, en la condición K. En la categoría DK, los jóvenes mostraron por otra parte una mayor amplitud de N450 que los mayores en localizaciones frontales, quizás en un intento infructuoso de monitorizar el acceso a información sobre un personaje que no puede ser reconocido.

Cabe destacar, por otra parte, que ninguno de los dos grupos de edad mostró diferencias en la amplitud de los ERPs entre las categorías K y TOT en los intervalos temporales hasta ahora señalados (de 0 a 550 ms), lo que parece apoyar que los procesos de reconocimiento de la cara y acceso a información semántica y léxica sobre el personaje son similares en la denominación exitosa y en el estado TOT, de acuerdo con estudios previos (Bock & Levelt, 1994; Burke et al., 1991; Dell, Schwartz, Martin, Saffran, & Gagnon, 1997; Gollan & Brown, 2006; Harley & Bown, 1998).

En el presente estudio se encontró un efecto general del factor categoría de respuesta para la latencia de inicio del s-LRP (coincidiendo con el rango de latencia en el que identificó N450), siendo mayor en TOT que en K, y no se encontraron diferencias

entre ambos grupos de edad. Este resultados podría evidenciar que en los mayores se produce, al igual que en los jóvenes (Buján et al., 2012), una demora en la selección de la respuesta debido a una menor activación de la información fonológica en la condición TOT respecto a la condición K, aunque también podría deberse a que, en el estado TOT, el participante considera que la recuperación del nombre es inminente.

Una vez establecido el estado TOT, en el grupo de mayores tan sólo se encontraron diferencias entre las categorías de respuesta en el intervalo final (1750-2000 ms). Estos resultados difieren de modo importante de los obtenidos en los participantes más jóvenes, en los que se encontraron diferencias en todos los intervalos temporales entre los 550 y los 2000 ms. La ausencia de diferencias entre condiciones en el grupo de mayores en los intervalos previos a 1750-2000 ms, sugiere una movilización similar de recursos de procesamiento entre las categorías de respuesta, aunque con resultado distinto en cuanto a la denominación. Esta explicación podría extenderse, por otra parte, a la mayor amplitud registrada en el grupo de jóvenes que en el de mayores en la categoría de respuesta K en todos los intervalos, y en la categoría DK a partir de los 1000 ms. Además, puesto que las diferencias mostradas por los jóvenes entre TOT y las otras dos condiciones en los intervalos más tardíos (1350 a 2000 ms) fueron relacionadas a una mayor dedicación de recursos de procesamiento en el estado TOT, la ausencia de diferencias entre condiciones en mayores sugieren una continua dedicación de recursos de procesamiento en las tres categorías, lo que podría contribuir a los mayores RTs mostrados por estos participantes.

Las consecuencias del estado TOT en mayores tampoco se reflejaron en los resultados obtenidos para el r-LRP. A pesar de la ausencia de diferencias entre las categorías, sí se observó un efecto general del factor Edad para el inicio del r-LRP, siendo mucho más temprano en los mayores que en los jóvenes (-298 vs -798 ms,

respectivamente), lo que indicaría que la duración de los procesos motores para iniciar la respuesta manual fue muy superior en los participantes de mayor edad. No obstante, los resultados conductuales ponen de manifiesto que los RTs en ambas categorías fueron significativamente mayores en el grupo de participantes de edad avanzada que en el de jóvenes (1837 vs 1109, respectivamente), siendo en ambos grupos mayor en la condición TOT que en K. Estos resultados coinciden con los aportados por Falkenstein et al. (2006) en una tarea de RT de elección múltiple. Los autores concluyeron que el enlentecimiento conductual asociado a la edad era debido a la cantidad de tiempo adicional que necesitan los mayores para desarrollar un plan motor o para obtener un umbral de activación suficiente en el córtex motor.

Asimismo, la amplitud del r-LRP también fue significativamente mayor en el grupo de participantes de mayor edad, sugiriendo una mayor dedicación de recursos de procesamiento a la emisión de la respuesta en los participantes de edad avanzada. Estas diferencias podrían deberse a un desajuste de los mecanismos de control ejecutivo implicados en la ejecución de la respuesta motora (Falkenstein et al., 2006; Li & Lindenberger, 2002). Una explicación alternativa podría ser que la presión de tiempo para contestar tenga efectos sobre los procesos motores en los mayores (Rinkenauer, Osman, Ulrich, Muller-Gethmann, & Mattes, 2004), incrementando el tiempo y la cantidad de recursos dedicados a los procesos motores para prevenir respuestas prematuras en tareas de RT (Falkenstein et al., 2006). Esta interpretación coincide con las observaciones de que los mayores dan prioridad a la precisión en la respuesta en detrimento de la velocidad (Neumann, Obler, Gomes, & Shafer, 2009).

En conclusión, estos resultados preliminares ponen de manifiesto diferencias importantes de procesamiento durante la denominación de caras entre jóvenes y mayores. La menor amplitud de los ERPs en la categoría de denominación exitosa en los

participantes mayores en prácticamente todos los intervalos relacionados con el procesamiento de caras sugiere un déficit de activación neural en mayores, ya desde fases relacionadas con el reconocimiento y acceso a información semántica y léxica. No obstante, en cuanto a la génesis del estado TOT, los resultados para el s-LRP sugieren que en ambos grupos de edad la activación insuficiente de información fonológica genera una demora en la selección de la respuesta en TOT. Los resultados obtenidos, tanto para los ERPs directos como para el s-LRP, suponen un nuevo apoyo a la hipótesis del déficit de transmisión propuesta por Burke et al. (1991). Por último, el enlentecimiento conductual en las personas de mayor edad parece ser debido fundamentalmente a un alargamiento general de los procesos motores implicados en la preparación y ejecución del movimiento, debido probablemente al uso de una estrategia más conservadora por parte de los participantes de mayor edad.

Referencias

- Bock, K. & Levelt, W. J. M. (1994). Language production: Grammatical encoding. In M. A. Gernsbacher (Ed.), *Handbook of psycholinguistics* (pp. 945-984). San Diego: Academic Press.
- Buján, A., Lindín, M., & Díaz, F. (2010). The effect of aging on movement related cortical potentials during a face naming task. *International Journal of Psychophysiology*, 78(2), 169-178. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2010.07.006
- Buján, A., Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2012). An event-related potentials study of face naming: Evidence of phonological retrieval deficit in the tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology*, 49(7), 980-990. doi: 10.1111/j.1469-8986.2012.01374.x; 10.1111/j.1469-8986.2012.01374.x

- Burke, D. M., MacKay, D. G., Worthley, J. S., & Wade, E. (1991). On the tip of the tongue: What causes word finding failures in young and older adults? *Journal of Memory and Language*, 30(5), 542-579. doi: 10.1016/0749-596X(91)90026-G
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: Compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17(3), 1394-1402. doi: 10.1006/nimg.2002.1280
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: The HAROLD model. *Psychology and Aging*, 17(1), 85-100. doi: 10.1037/0882-7974.17.1.85
- Chaby, L., George, N., Renault, B., & Fiori, N. (2003). Age-related changes in brain responses to personally known faces: An event-related potential (ERP) study in humans. *Neuroscience Letters*, 349(2), 125-129. doi: 10.1016/S0304-3940(03)00800-0
- Chaby, L., Jemel, B., George, N., Renault, B., & Fiori, N. (2001). An ERP study of famous face incongruity detection in middle age. *Brain and Cognition*, 45(3), 357-377. doi: 10.1006/brcg.2000.1272
- Coles, M. G. H. (1989). Modern mind-brain reading: Psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology*, 26(3), 251-269. doi: 10.1111/j.1469-8986.1989.tb01916.x
- Cross, E. S., & Burke, D. M. (2004). Do alternative names block young and older adults' retrieval of proper names? *Brain and Language*, 89(1), 174-181. doi: 10.1016/S0093-934X(03)00363-8
- Dell, G. S., Schwartz, M. F., Martin, N., Saffran, E. M., & Gagnon, D. A. (1997). Lexical access in aphasic and nonaphasic speakers. *Psychological Review*, 104(4), 801-838. doi:10.1037/0033-295X.104.4.801

- Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., & Juncos-Rabadán, O. (2007). An event-related potentials study of face identification and naming: The tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology*, 44(1), 50-68. doi: 10.1111/j.1469-8986.2006.00483.x
- Evrard, M. (2002). Ageing and lexical access to common and proper names in picture naming. *Brain and Language*, 81(1-3), 174-179. doi: 10.1006/brln.2001.2515
- Falkenstein, M., Yordanova, J., & Kolev, V. (2006). Effects of aging on slowing of motor-response generation. *International Journal of Psychophysiology*, 59(1), 22-29. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2005.08.004
- Fogler, K. A., & James, L. E. (2007). Charlie brown versus snow white: The effects of descriptiveness on young and older adults' retrieval of proper names. *The Journals of Gerontology: Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 62B(4), P201-P207. doi: 10.1093/geronb/62.4.P201
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009a). Age-related prefrontal over-recruitment in semantic memory retrieval: Evidence from successful face naming and the tip-of-the-tongue state. *Biological Psychology*, 82(1), 89-96. doi: 10.1016/j.biopsycho.2009.06.003
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009b). The effect of age on event-related potentials (ERP) associated with face naming and with the tip-of-the-tongue (TOT) state. *Biological Psychology*, 81, 14-23. doi: 10.1016/j.biopsycho.2009.01.002
- Gollan, T. H., & Brown, A. S. (2006). From tip-of-the-tongue (TOT) data to theoretical implications in two steps: When more TOTs means better retrieval. *Journal of Experimental Psychology-General*, 135(3), 462-483. doi: 10.1037/0096-3445.135.3.462

- Gratton, G., Coles, M. G. H., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and poststimulus activation of response channels: A psychophysiological analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 14(3), 331-344. doi: 10.1037/0096-1523.14.3.331
- Harley, T. A., & Bown, H. E. (1998). What causes a tip-of-the-tongue state? Evidence for lexical neighbourhood effects in speech production. *British Journal of Psychology*, 89, 151-174. doi: 10.1111/j.2044-8295.1998.tb02677.x
- James, L. E. (2006). Specific effects of aging on proper name retrieval: Now you see them, now you don't. *The Journals of Gerontology: Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 61B(3), P180-P183. doi: 10.1093/geronb/61.3.P180
- Li, K. Z. H. & Lindenberger, U. (2002). Relations between aging sensory/sensorimotor and cognitive functions. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(7), 777-783. doi: 10.1016/S0149-7634(02)00073-8
- MacKay, D. G., & Burke, D. M. (1990). Cognition and aging: A theory of new learning and the use of old connections. In T. M. Hess (Ed.), (pp. 213-263). Oxford, England: North-Holland, Oxford. doi: 10.1016/S0166-4115(08)60159-4
- Makeig, S., Jung, T. P., Bell, A. J., Ghahremani, D., & Sejnowski, T. J. (1997). Blind separation of auditory event-related brain responses into independent components. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(20), 10979-10984. doi: 10.1073/pnas.94.20.10979
- Neumann, Y., Obler, L. K., Gomes, H., & Shafer, V. (2009). Phonological vs sensory contributions to age effects in naming: An electrophysiological study. *Aphasiology*, 23(7-8), 1028-1039. doi: 10.1080/02687030802661630
- Oldfield, R. C. (1971). Assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4

- Pfütze, E. M., Sommer, W., & Schweinberger, S. R. (2002). Age-related slowing in face and name recognition: Evidence from event-related brain potentials. *Psychology and Aging, 17*(1), 140-160. doi:10.1037/0882-7974.17.1.140
- Rinkenauer, G., Osman, A., Ulrich, R., Muller-Gethmann, H., & Mattes, S. (2004). On the locus of speed-accuracy trade-off in reaction time: Inferences from the lateralized readiness potential. *Journal of Experimental Psychology. General, 133*(2), 261-282. doi: 10.1037/0096-3445.133.2.261
- Schwarzenau, P., Falkenstein, M., Hoormann, J., & Hohnsbein, J. (1998). A new method for the estimation of the onset of the lateralized readiness potential (LRP). *Behavior Research Methods Instruments & Computers, 30*(1), 110-117. doi: 10.3758/BF03209421
- Shafto, M., Stamatakis, E., Tam, P., & Tyler, L. (2010). Word retrieval failures in old age: The relationship between structure and function. *Journal of Cognitive Neuroscience, 22*(7), 1530-1540. doi: 10.1162/jocn.2009.21321
- Shafto, M. A., Burke, D. M., Stamatakis, E. A., Tam, P. P., & Tyler, L. K. (2007). On the tip-of-the-tongue: Neural correlates of increased word-finding failures in normal aging. *Journal of Cognitive Neuroscience, 19*(12), 2060-2070. doi: 10.1162/jocn.2007.19.12.2060
- Vitevitch, M. S., & Sommers, M. S. (2003). The facilitative influence of phonological similarity and neighborhood frequency in speech production in younger and older adults. *Memory & Cognition, 31*(4), 491-504. doi:10.3758/BF03196091
- Wechsler, D. (1988). *WAIS. Escala de inteligencia de Wechsler para adultos*. Madrid: TEA Ediciones.

White, K. K., & Abrams, L. (2002). Does priming specific syllables during tip-of-the-tongue states facilitate word retrieval in older adults? *Psychology and Aging*, 17(2), 226-235. doi: 10.1037/0882-7974.17.2.226

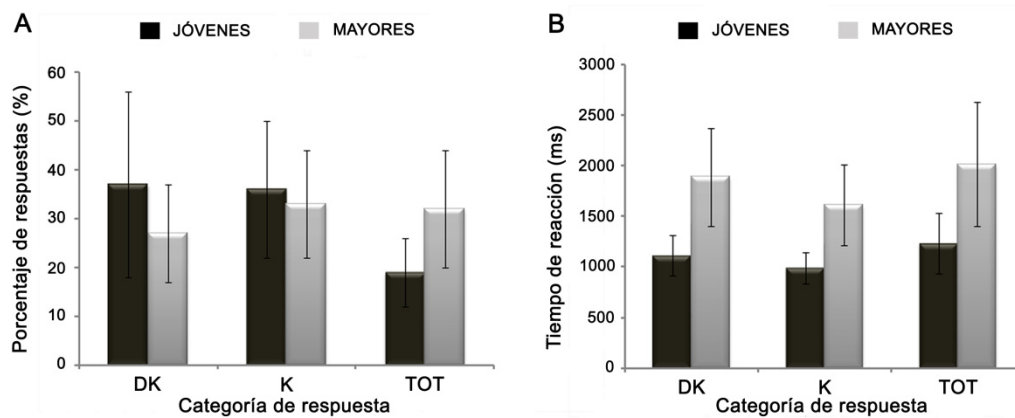


Figura 1. Medias y desviaciones típicas para el porcentaje de respuestas (A) y los RTs (B) en las categorías DK, K y TOT para el grupo de jóvenes y el de mayores

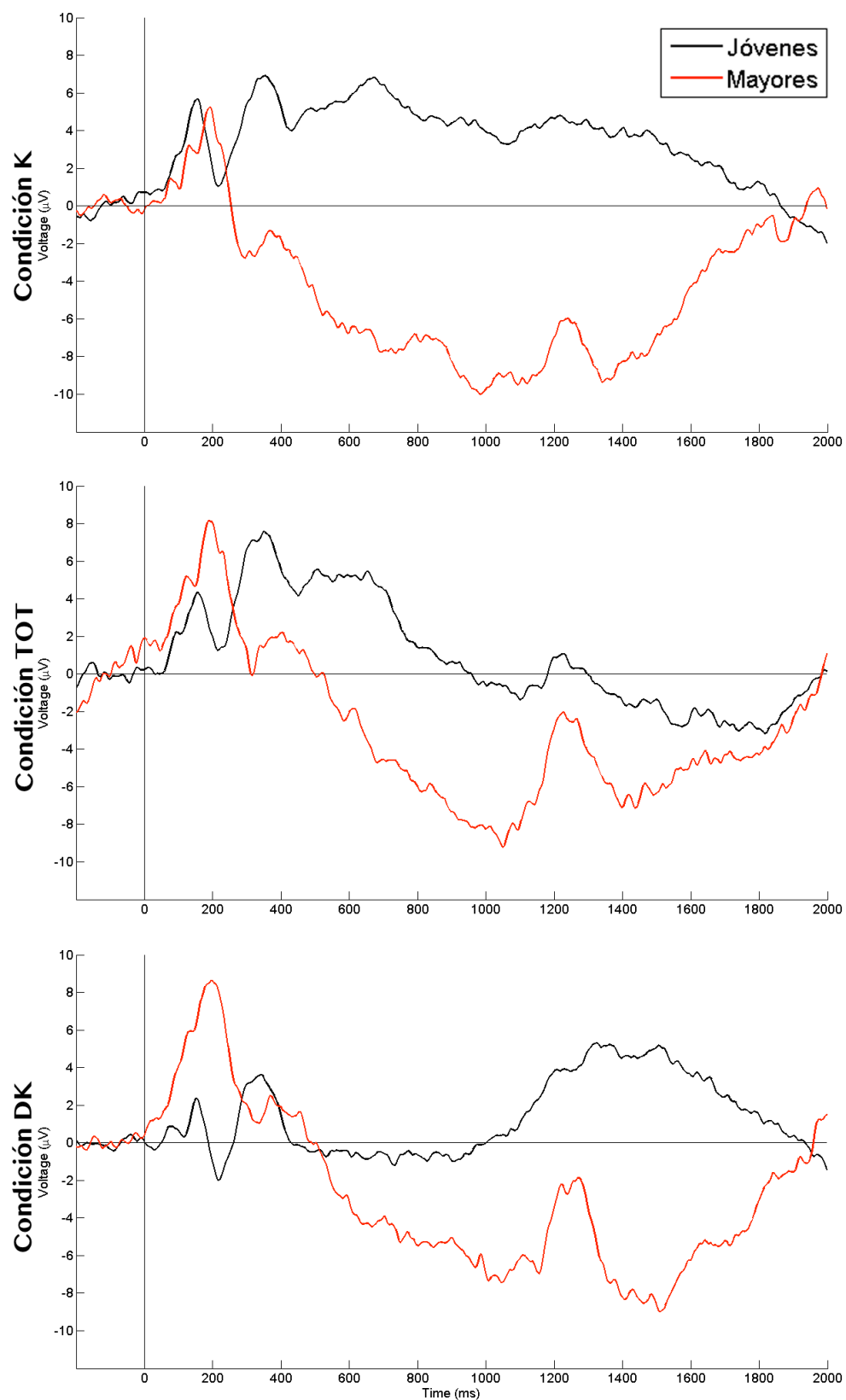


Figura 2. Grandes medias del trazado de ERPs directos para el grupo de jóvenes y el de mayores en las categorías K, TOT y DK en el electrodo Pz

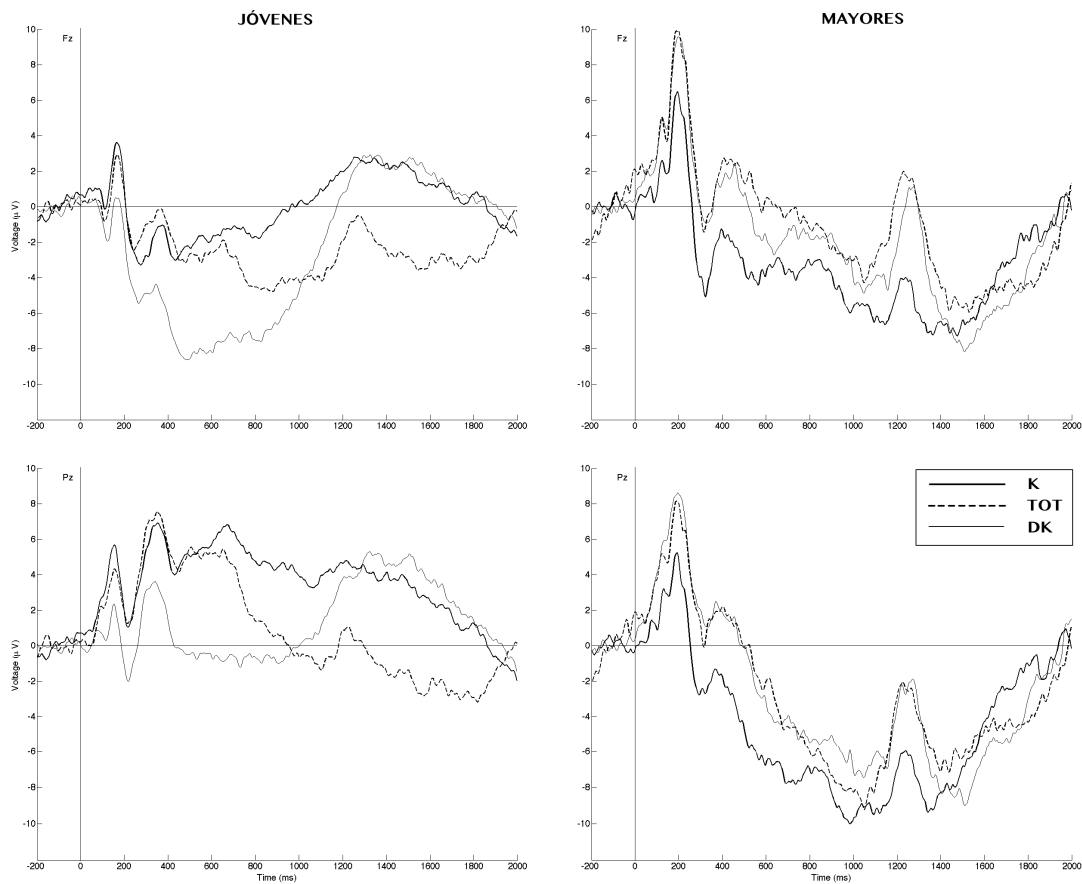


Figura 3. Grandes medias del trazado de ERPs directos para el grupo de jóvenes (izquierda) y el de mayores (derecha) en las categorías K, TOT y DK en los electrodos Fz (arriba) y Pz (abajo)

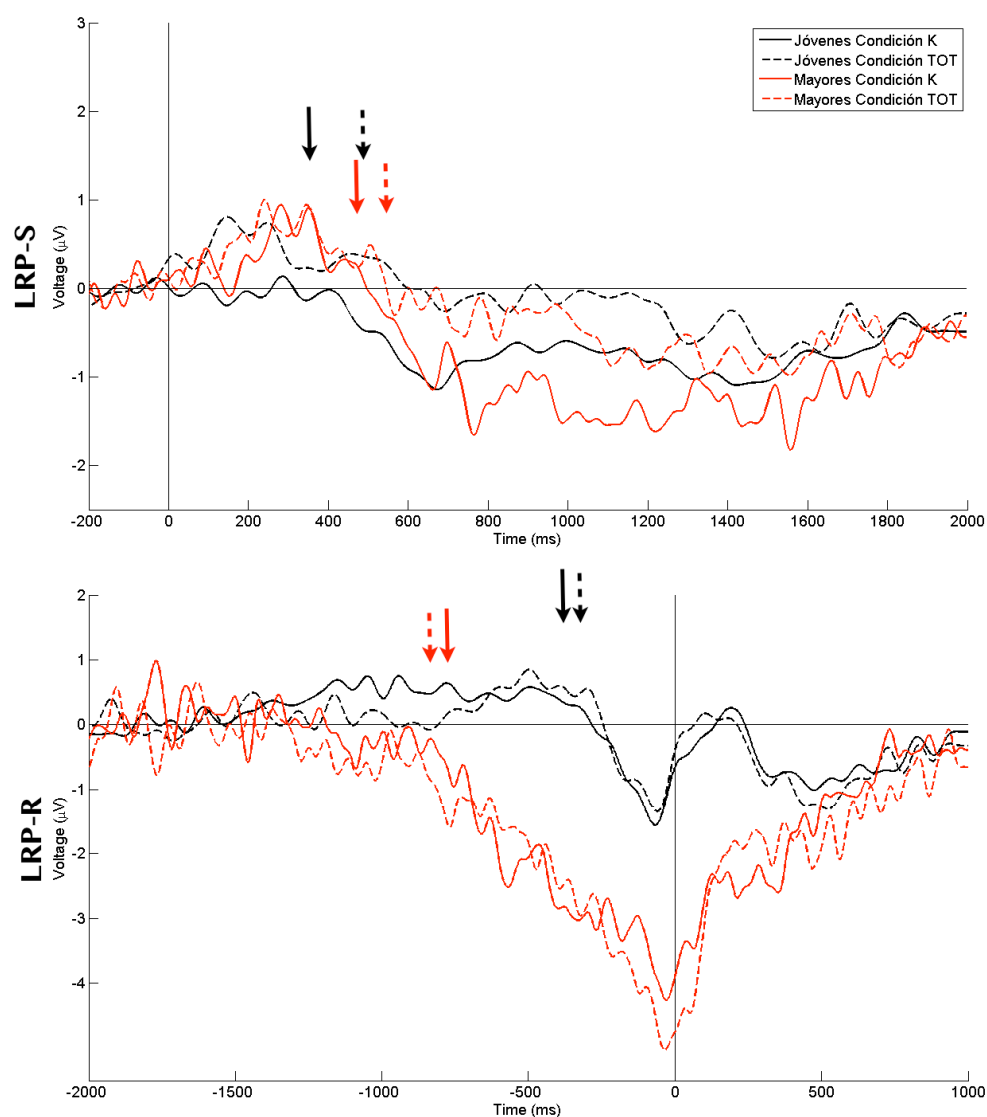


Figura 4. Grandes medias del trazado de s-LRP (arriba) y r-LRP (abajo) para el grupo de jóvenes y el de mayores en las categorías K y TOT. La latencia de inicio del s-LRP y r-LRP está indicada con flechas

Tabla 1. Características de la muestra.

Grupo	N	Sexo	Edad	Años de escolarización	Vocabulario
Jóvenes (18-27 años)	19	5 hombres 14 mujeres	20,9 (DT: 3,03)	16,05 (DT: 1,65)	52,16 (DT: 4,02)
Mayores (51-74 años)	10	4 hombres 6 mujeres	66,2 (DT: 7,04)	12,5 (DT: 5,21)	49,1 (DT: 9,78)

Tabla 2. Valores de F de los ANOVAs (Edad × Categoría de Respuesta × Electrodo y Edad × Categoría de Respuesta × Región × Hemisferio) para las amplitudes medias en los nueve intervalos temporales analizados

	Intervalo 200-300 ms	Intervalo 300-400 ms	Intervalo 400-500 ms	Intervalo 550-750 ms	Intervalo 750-1000 ms	Intervalo 1000-1350 ms	Intervalo 1350-1550 ms	Intervalo 1550-1750 ms	Intervalo 1750-2000 ms
ANOVA (E × CR × EL)									
CR	1,58	1,76	2,51	1,99	,48 (ε: ,82)	,53	1,35	2,76	6,87^{***}
EL	12,50^{***} (ε: ,50)	47,37^{***} (ε: ,59)	20,51^{***} (ε: ,66)	9,42^{***} (ε: ,65)	5,40^{***} (ε: ,67)	5,90^{***} (ε: ,62)	5,29^{***} (ε: ,55)	3,32 ^m (ε: ,53)	3,05 (ε: ,55)
RC × EL	1,83 (ε: ,53)	,89 (ε: ,45)	,89 (ε: ,50)	,44 (ε: ,45)	1,26 (ε: ,41)	1,35 (ε: ,42)	,44 (ε: ,54)	,84 (ε: ,54)	,77 (ε: ,57)
E	1,31	2,56	,44	2,91	2,23	3,57	15,99^{***}	14,91^{***}	4,60[*]
E × CR	4,41[*]	4,14[*]	6,57^{**}	4,58[*]	3,04 (ε: ,82)	3,55[*]	5,07^{**}	4,59[*]	1,21
E × EL	33,66^{***} (ε: ,50)	24,47^{***} (ε: ,59)	30,71^{***} (ε: ,66)	41,46^{***} (ε: ,65)	46,96^{***} (ε: ,67)	19,04^{***} (ε: ,62)	3,91[*] (ε: ,55)	,80 (ε: ,53)	,08 (ε: ,55)
E × CR × EL	,84 (ε: ,53)	,31 (ε: ,45)	,35 (ε: ,50)	1,07 (ε: ,45)	,72 (ε: ,41)	1,50 (ε: ,40)	1,31 (ε: ,42)	1,35 (ε: ,54)	,93 (ε: ,57)
ANOVA (E × CR × R × H)									
CR	1,38	1,50	1,92	1,37	,50 (ε: ,82)	,50	1,27	3,17[*]	7,17^{***}
R	3,93[*] (ε: ,49)	29,33^{***} (ε: ,56)	14,17^{***} (ε: ,58)	2,07 (ε: ,64)	1,27 (ε: ,73)	14,21^{***} (ε: ,73)	9,74^{***} (ε: ,50)	1,91 (ε: ,59)	1,01 (ε: ,47)
H	3,53	7,84^{**}	5,73[*]	,21	1,42	8,11^{**}	,43	,00	5,45[*]
CR × R	46,36^{***} (ε: ,38)	61,91^{***} (ε: ,34)	18,05^{***} (ε: ,27)	2,92 (ε: ,28)	,48 (ε: ,34)	4,42^{**} (ε: ,50)	3,93[*] (ε: ,50)	2,32 (ε: ,49)	3,17[*] (ε: ,47)
CR × H	1,82	3,22[*]	2,82	3,10^m	3,35[*]	,80	1,33	2,40	4,92[*]
R × H	1,25 (ε: ,63)	1,51 (ε: ,65)	,16 (ε: ,67)	4,11[*] (ε: ,64)	8,66^{**} (ε: ,61)	10,67^{***} (ε: ,65)	7,39^{***} (ε: ,50)	7,19^{***}	10,77^{***}
CR × R × H	,75 (ε: ,35)	,98 (ε: ,33)	1,83 (ε: ,40)	2,01 (ε: ,34)	1,58 (ε: ,39)	2,45 (ε: ,57)	2,35^m (ε: ,50)	2,31 (ε: ,67)	6,34^{***}
E	,31	2,30	,29	1,76	1,75	2,93	12,76^{***}	12,47^{**}	3,59
E × CR	4,17[*]	4,59[*]	6,59^{**}	4,51[*]	2,37 (ε: ,82)	2,76	4,74[*]	4,83^{**}	1,36
E × R	46,14^{***} (ε: ,49)	28,63^{***} (ε: ,56)	36,29^{***} (ε: ,58)	34,87^{***} (ε: ,64)	28,31^{***} (ε: ,73)	10,70^{***} (ε: ,73)	,75 (ε: ,50)	,34 (ε: ,59)	2,26 (ε: ,47)
E × H	,16	,77	3,64	7,02[*]	8,44^{**}	2,61	,76	,01	11,76^{***}
E × CR × R	17,41^{***} (ε: ,38)	10,61^{***} (ε: ,34)	8,20^{***} (ε: ,27)	8,43^{**} (ε: ,28)	4,12[*] (ε: ,34)	2,54 (ε: ,50)	2,10 (ε: ,50)	1,94 (ε: ,49)	1,93 (ε: ,47)
E × CR × H	2,49	1,91	,53	,84	1,04	3,41[*]	2,13	,69	,25
E × R × H	2,50 (ε: ,63)	3,32[*] (ε: ,65)	2,82 (ε: ,67)	1,94 (ε: ,64)	1,26 (ε: ,61)	,93 (ε: ,65)	1,71 (ε: ,50)	,31	1,36
E × CR × R × H	,01 (ε: ,35)	,05 (ε: ,33)	,66 (ε: ,40)	,90 (ε: ,34)	1,41 (ε: ,39)	4,81^{**} (ε: ,57)	3,82[*] (ε: ,50)	1,45 (ε: ,67)	1,09

CR = factor Categoría de respuesta, EL = factor Electrodo, R = factor Región, H = factor Hemisferio, E = valor de epsilon

Grados de libertad en el ANOVA (Edad × Categoría de Respuesta × Electrodo): E = 1, 27; CR = 2, 54; EL = 3, 81; CR × EL = 6, 162

Grados de libertad en el ANOVA (Edad × Categoría de Respuesta × Región × Hemisferio): E = 1, 26; CR = 2, 52; R = 1, 26; CR × R = 6, 156; CR × H = 2, 52; R × H = 3, 78; CR × R × H = 6, 156

* p < .05 ** p < .01 *** p < .001 ^m diferencias marginalmente significativas (entre 0,051 y 0,06)

Tabla 3. Valores de F de los ANOVAs (Edad × Categoría de Respuesta) para las latencias de inicio y las amplitudes medias del s-LRP y r-LRP

	s-LRP		r-LRP	
	<i>Latencia de inicio</i>	<i>Amplitud media (600-800 ms)</i>	<i>Latencia de inicio</i>	<i>Amplitud media (-200-0 ms)</i>
E	2,34 ^(1,18)	0,07 ^(1,21)	19,05*** ^(1,16)	5,34* ^(1,19)
CR	4,99* ^(1,18)	3,07 ^(1,21)	0,40 ^(1,16)	1,75 ^(1,19)
E × CR	0,00 ^(1,18)	0,22 ^(1,21)	0,07 ^(1,16)	0,01 ^(1,19)

E= Edad, CR = factor Categoría de respuesta

* p < .05 ** p < .01 *** p < .001

VI. DISCUSIÓN GENERAL

Los objetivos generales de la presente Tesis fueron dos: (1) estudiar el proceso de denominación de caras, tanto exitosa como fallida, a través de los ERPs sincronizados tanto con el estímulo como con la respuesta y a través de estos análisis evaluar la idoneidad de los modelos cognitivos sobre procesamiento de caras, y (2) determinar los posibles efectos del envejecimiento sano sobre los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo y con la programación motora durante la denominación de caras y establecer índices cognitivos especialmente sensibles en el envejecimiento sano para su evaluación futura en el envejecimiento patológico. Por tanto esta discusión general se centrará en responder a estos dos objetivos generales, integrando los resultados y discusiones de los cuatro trabajos presentados.

1. Denominación de caras, ERPs y modelos de procesamiento de caras

El procesamiento de caras ha sido uno de los aspectos de la cognición humana más extensamente estudiados desde el ámbito de la psicología cognitiva. Este interés ha dado lugar a la proliferación de modelos cognitivos que se han ido perfeccionando con el paso del tiempo y con el hallazgo de nuevos resultados no sólo desde el ámbito de la *psicología cognitiva* (ver Valentine et al., 1996 para una revisión) sino también desde la *neurociencia* (ver Galdo-Álvarez et al., 2009c para una revisión). El más reciente de estos modelos y el que cuenta con mayor aceptación actualmente es el modelo integrador de Valentine et al. (1996), el cual proporciona una base teórica que tiene en cuenta todos los procesos y mecanismos cognitivos que tienen lugar desde que se presenta una cara hasta que se emite una respuesta de denominación.

Diversos estudios de neuroimagen han determinado con bastante precisión las áreas cerebrales implicadas en dichos procesos, dibujando un mapa complejo de redes neurales que participan en el reconocimiento y recuperación de información (Gauthier et al., 2000; Gobbini & Haxby, 2007; Gorno-Tempini et al., 2000; Haxby et al., 2000; Hoffman & Haxby, 2000; Lindín et al., 2010; Tsukiura et al., 2002), los procesos lingüísticos (Campanella et al., 2001; Keller et al., 2001; Kemeny et al., 2006; Lindín et al., 2010; Shah et al., 2001; Tsukiura & Cabeza, 2008) y los mecanismos motores asociados a la articulación (Alario et al., 2006; Brown et al., 2006; Etard et al., 2000; Gunji et al., 2000; Kemeny et al., 2006; Loucks et al., 2007; Saarinen et al., 2006; Salmelin & Sams, 2002; Shuster & Lemieux, 2005; Tremblay & Gracco, 2006, 2010). Por otra parte, el estudio de la cronometría mental de estos procesos desde el análisis de los ERPs ha revelado que algunos componentes podrían ser considerados como correlatos electrofisiológicos de los procesos contemplados en el modelo de Valentine et al. (Abdel-Rahman et al., 2002; Bentin & Deouell, 2000; Díaz et al., 2007; Eimer, 2000c, 2000d; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Herzmann et al., 2004; Huddy et al., 2003; Jemel et al., 2010; Lindín & Díaz, 2010; Milivojevic et al., 2003; Pfütze et al., 2002; Schweinberger et al., 2002).

En el presente trabajo se utilizaron dos tareas de denominación de caras que requerían dos tipos de respuestas, una respuesta manual de categorización (nombre conocido/desconocido) y otra verbal de articulación (nombre propio, o una fórmula aprendida), dando lugar ésta última a tres categorías de respuesta: denominación exitosa o condición K, estado de la punta de la lengua o condición TOT y desconocimiento del nombre y/o del personaje o condición DK. Se analizaron tanto los ERPs relacionados con el procesamiento del estímulo como los relacionados con los procesos motores, quedando por tanto el proceso de denominación cubierto desde el momento de la presentación del

estímulo hasta la ejecución de las respuestas de articulación. A partir de la comparación de las tres condiciones en participantes jóvenes este diseño permite establecer un patrón temporal de la dinámica cerebral durante la denominación de nombres propios concordante con las diversas etapas de procesamiento propuestas desde el modelo integrador de Valentine et al. (1996).

Ante la presentación de un estímulo facial, la primera etapa es la puesta en marcha de mecanismos perceptivos tempranos para detectar su presencia en el entorno (Liu et al., 2002; Palermo & Rhodes, 2007; Tsao & Livingstone, 2008) y llevar a cabo la codificación estructural de sus diferentes partes para generar un todo (Latinus & Taylor, 2005; Sergent, 1984; Tanaka & Farah, 1993; Taubert et al., 2011). Los componentes de ERPs que han sido relacionados con estos procesos perceptivos tempranos han sido P100 (Boutsen et al., 2006; Díaz et al., 2007; Herrmann et al., 2005; Pfütze et al., 2002) y N170 (Bentin et al., 1996; Bentin & Carmel, 2002; Bötzel et al., 1995; Eimer, 2000a y 2000d; Savig & Bentin, 2001). En el presente estudio, así como en los trabajos previos en los que se emplearon versiones previas de la tarea de denominación de caras (Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Lindín & Díaz, 2010), se registraron ambos componentes en las tres condiciones de respuesta, y como era esperable no se obtuvieron diferencias en los parámetros de ERPs entre ellas, por lo que se confirma que ambos componentes constituyen los correlatos electrofisiológicos de los procesos perceptivos iniciales propuestos por Valentine et al. (1996).

Posteriormente, este patrón configuracional generado en las primeras fases se compara con los patrones almacenados en memoria o unidades de reconocimiento de caras (FRUs) permitiendo establecer la familiaridad de la cara. Se encontró un componente en torno a los 250 ms en localizaciones occipitales, P250, que en tareas de reconocimiento de caras ha sido relacionado con el procesamiento de la información

configuracional, pudiendo tratarse por tanto de un correlato del reconocimiento del patrón configuracional y acceso a las FRUs (Boutsen et al., 2006; Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Halit et al., 2000; Milivojevic et al., 2003). Los resultados obtenidos en el presente trabajo parecen apoyar que este componente puede ser un correlato del acceso a las FRUs, ya que su amplitud fue menor en la categoría de no reconocimiento (DK) que en la categoría de denominación exitosa (K), mientras que no se obtuvieron diferencias entre K y TOT.

En el modelo de Valentine et al. (1996), las FRUs se conectan directamente con los PINs, los cuales han de activarse para acceder a la información semántica y léxica. En estudios previos se encontraron dos componentes que han sido relacionados con el acceso a información específica sobre la persona, P3 temprana (Díaz et al., 2007; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Lindín & Díaz, 2010) y N400 (Bentin & Deouell, 2000; Dietl et al., 2005; Eimer, 2000b y 2000c; Jemel et al., 2009; Lindín & Díaz, 2010; Olivares & Iglesias, 2010; Olivares et al., 1998, 2003, ; Pfütze et al., 2002; Schweinberger, 2011; Smith y Halgren, 1987; Wiese y Schweinberger, 2008). Los resultados obtenidos para estos componentes en las comparaciones entre las condiciones estudiadas en el presente trabajo sugieren una correlación entre dichos componentes y los procesos de acceso a información almacenada en memoria. Así, el componente P3 temprana (intervalo 300-400 ms), podría ser considerado como un índice de la activación de los PINs a partir de los cuales se produce el acceso a información sobre la identidad de la persona a través de los nodos semánticos del sistema de información específica de identidades y a los lemas de nombres propios. Esta interpretación se sustenta en la mayor amplitud registrada en este intervalo en las condiciones K y TOT que en la condición DK, en la que los participantes no conocen la cara y por tanto no se produce la activación del PIN correspondiente que da acceso a la información semántico-léxica. Por su parte, en el intervalo entre los 400 y los

550 ms, en el que se observó el componente N450, se obtuvo mayor amplitud en la condición en la que la cara no resulta conocida (DK) que en K y TOT, resultado que no concuerda con los hallazgos de estudios previos (Bentin & Deouell, 2000; Eimer, 2000c; Jemel et al., 2010). No obstante, este resultado podría ser explicado teniendo en cuenta interpretaciones recientes sobre el significado funcional de N400 en tareas de priming, que señalan que reducciones en su amplitud pueden reflejar un acceso facilitado a información léxica (Kutas & Federmeier, 2000; Lau, Almeida, Hines, & Poeppel, 2009). El modelo de Valentine propone que la activación se transmite en paralelo desde los PINs hacia los nodos semánticos y léxicos que mantienen conexiones excitatorias entre ellos. El resultado encontrado en el presente estudio podría por tanto, ser debido al acceso facilitado a los nodos léxico-fonológicos en las categorías K y TOT dada su pre-activación una vez activados los lemas correspondientes. No obstante, si N400 es el reflejo del acceso al almacén léxico-fonológico, resulta paradójico que no se hayan encontrado diferencias entre K y TOT en este componente, ya que los datos disponibles en la literatura sostienen que el fenómeno TOT es debido a la activación insuficiente de los nodos fonológicos (Burke et al., 1991).

En este sentido, los resultados obtenidos para los componentes motores apoyan que entre los 360 y los 480 ms tiene lugar el acceso a la información semántica, léxica y fonológica. Así, en la tarea 1 (Estudio 1.1) los resultados de la comparación entre K, DK y TOT obtenidos para el 1st-RP pusieron de manifiesto que en TOT el comienzo de este componente no se desarrollaba del mismo modo que en las condiciones K y DK una vez que se presentaba el estímulo, sino que la progresiva negatividad que caracteriza al 1st-RP sólo se hacía evidente a partir del momento en que tenía lugar el componente P3 tardía en el trazado relacionado con el estímulo. Este componente había sido relacionado en el estudio de Díaz et al. (2007) con la categorización del estímulo y, por tanto, en el

presente trabajo este resultado podría reflejar en TOT una división de los recursos de procesamiento entre la búsqueda del nombre y los procesos motores de anticipación general para la acción reflejados por el 1st-RP. Por tanto, este resultado sugería que en K el acceso exitoso a la información necesaria para categorizar el estímulo y preparar la respuesta ya había tenido lugar, mientras que en TOT todavía se estaba buscando información.

El análisis del LRP en la tarea 2 (Estudio 2.1) permite clarificar este resultado. Así, la latencia de inicio del s-LRP puso de manifiesto que en K la respuesta era seleccionada en torno a los 360 ms, coincidiendo con el componente P3 temprana, mientras que en DK y TOT la selección de la respuesta tenía lugar más tarde, en el intervalo de N400 (480 ms y 460 ms, respectivamente). Estos resultados permiten concluir que en K la suficiente transmisión de activación desde el sistema semántico y el léxico (lemas) hacia los nodos fonológicos permite seleccionar la respuesta, mientras que en TOT la selección de la respuesta se demora unos 100 ms, debido a la insuficiente activación de los nodos fonológicos. Por tanto, la ausencia de diferencias entre K y TOT en el intervalo correspondiente a N450 en el trazado directo podría deberse a que en TOT sí existe acceso a información fonológica parcial aunque no suficiente para recuperar el nombre completo, de acuerdo con datos previos (Bock & Levelt, 1994; Burke et al., 1991; Dell, Schwartz, Martin, Saffran, & Gagnon, 1997; Gollan & Brown, 2006; Harley & Bown, 1998; Levelt et al., 1999).

Por tanto, en base a estos resultados se concluye que a partir de los 360 ms se dispone de información semántica, léxica y fonológica suficiente para seleccionar la respuesta adecuada. Además, los resultados provenientes de la comparación entre K y TOT permiten establecer la adecuación de la división del sistema léxico en lemas y lexemas, aspecto que ha sido controvertido en la literatura (Caramazza & Miozzo, 1997;

Miozzo & Caramazza, 1997). La ausencia de diferencias entre K y TOT en los componentes directos relacionados con el procesamiento del estímulo sugiere un acceso similar a información semántica y léxica, pero la demora en la selección de la respuesta sugiere un acceso parcial a información fonológica, de acuerdo con la hipótesis del déficit de transmisión de Burke et al. (1991).

Una vez recuperada la información específica que posibilita la categorización del estímulo, es necesario generar un plan articulatorio para emitir la respuesta de denominación. El análisis de los MRCPs relacionados con la respuesta verbal puso de manifiesto que en K la mayor complejidad del plan fonético (nombre completo) con respecto a TOT (fórmula aprendida - “No me sale”) da lugar a una demora en el comienzo del MP relacionado con el habla (Sr-MP). Por tanto, los procesos de generación del plan fonético y silabificación de un nombre propio parecen tener una duración aproximada de 500 ms, latencia obtenida para el Sr-MP en la condición K.

En resumen, a partir de las dos tareas empleadas en el presente estudio se puede establecer una concordancia entre los procesos propuestos por los modelos cognitivos de procesamiento de caras y acceso al léxico y los componentes de ERPs (ver Figura 12). Así, en torno a los 100-200 ms se produciría la detección de la cara y se establecería un patrón holístico de la misma (P100 y N170). Una vez generada esta huella se compararía con las ya almacenadas en memoria (FRUs) entre los 200-300 ms. Alrededor de los 300-400 ms se accedería a los PINs, y por extensión a la información semántica y a los lemas (P3 temprana), activación que permitiría seleccionar una respuesta de categorización (s-LRP). La recuperación de la información fonológica se produciría entre los 360 y los 550 ms (N450) y finalmente se prepararía el plan fonético, proceso que parece durar en torno a 500 ms (Sr-MP). La duración total del proceso de denominación de un nombre propio que se infiere a partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo sería pues de

alrededor de 1000 ms, 400 ms más que el tiempo propuesto por Indefrey y Levelt (2004) para la denominación de nombres comunes. Esta diferencia entre los estudios resulta coherente con la mayor complejidad para denominar nombres propios que nombres comunes (Evrard, 2002; Hanley & Cowell, 1988; Johnston & Bruce, 1990; Proverbio et al., 2001; Valentine et al., 1996; Young, Hay, & Ellis, 1985; Young, McWeeny, Ellis et al., 1986; Young, Ellis et al., 1988).

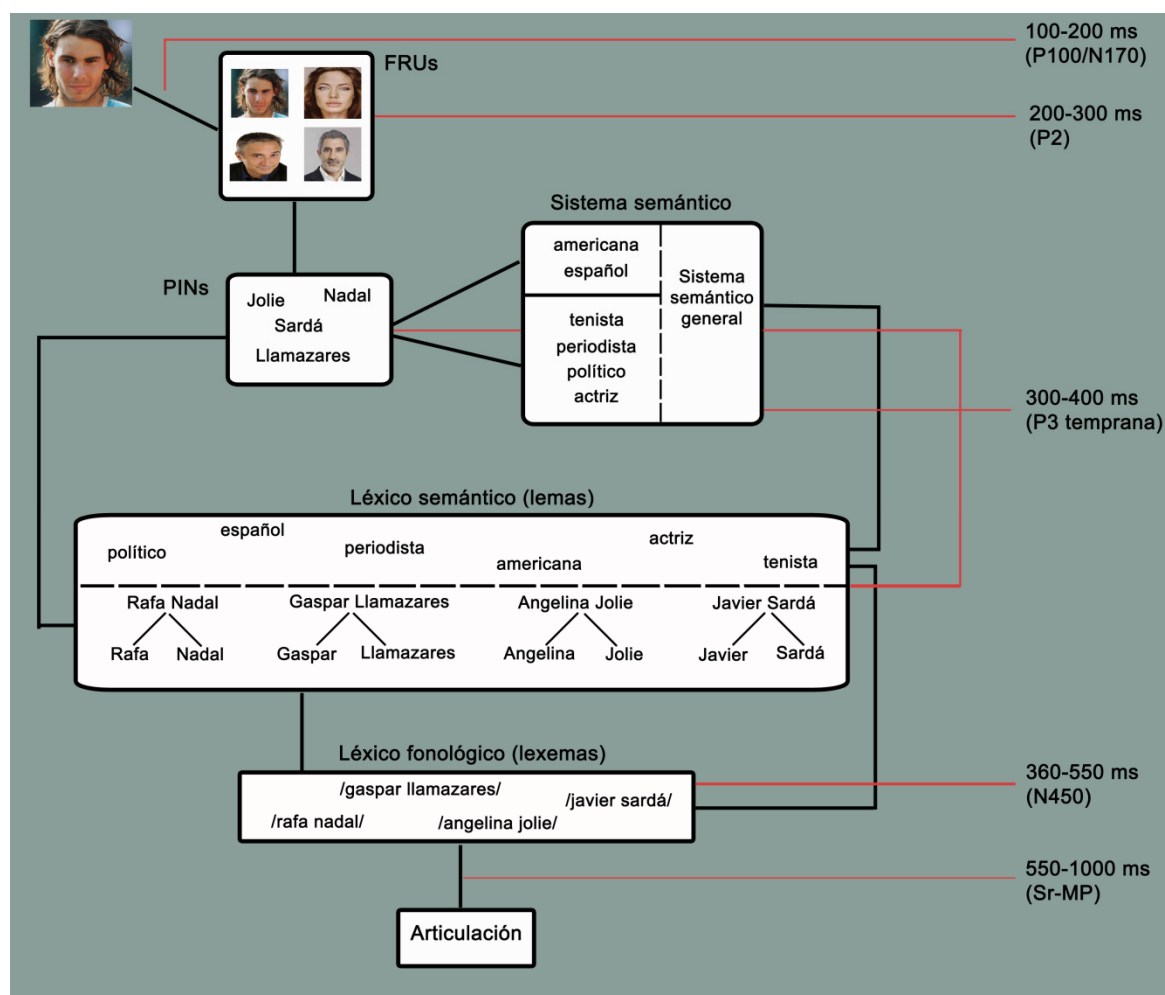


Figura 12. Modelo de procesamiento de caras propuesto por Valentine, Brennen, y Brédart (1996) en el que se especifican los intervalos temporales y componentes de ERPs obtenidos en el presente trabajo para cada una de las etapas de procesamiento que propone el modelo.

2. Denominación de caras, ERPs y envejecimiento

En los últimos años el estudio del envejecimiento tanto normal como patológico ha despertado un gran interés, debido al aumento de la esperanza de vida y por tanto a la creciente prevalencia de enfermedades neurológicas degenerativas como la Enfermedad de Alzheimer. El proceso de envejecimiento normal conlleva cambios neurobiológicos (anatómicos, metabólicos y neuroquímicos) que se traducen, en menor o mayor medida, en déficits funcionales en diferentes áreas cognitivas, especialmente notables en tareas que implican procesos perceptivos, atencionales y mnésicos (Craik & Salthouse, 2000). El estudio de estos cambios y de sus correlatos neurofuncionales resulta imprescindible de cara a obtener una línea base con la que comparar los cambios que se producen durante el envejecimiento patológico.

En el presente estudio se analizaron los ERPs en dos tareas de denominación de caras, que cubren un amplio abanico de funciones cognitivas superiores que se ven afectadas por la edad, como la velocidad de procesamiento (ver Salthouse, 1996, 2000 para revisión), la recuperación de información en memoria (ver Friedman, 2000 para una revisión), procesos lingüísticos (ver Mortensen, Meyer, & Humphreys, 2006 para una revisión), procesos de monitorización de la información y control ejecutivo (Galdo-Álvarez et al., 2009a; Hasher, Lustig, & Zacks., 2007; Park et al., 2002; Rypma, Prabhakaran, Desmond, & Gabrieli, 2001), así como procesos sensorio-motores (Calautti et al., 2001; Heuninckx et al., 2005; Hutchinson et al., 2002; Li & Lindenberger, 1999; Mattay et al., 2002; Ward & Frackowiak, 2003; Wu & Hallett, 2005). En general, los resultados del presente estudio han puesto de manifiesto la existencia de diferencias entre participantes jóvenes y mayores tanto a nivel conductual como en los componentes de ERPs.

En lo referente a los componentes de ERPs asociados al procesamiento del estímulo (Estudio 2.2) no se obtuvieron diferencias en los componentes relacionados con procesos perceptivos tempranos ni con la codificación estructural de las caras (P100 y N170). Aunque diversos estudios sugieren la existencia de déficits en el sistema visual y procesos perceptivos tempranos durante el envejecimiento normal (Bian & Anderson, 2008; Saavedra et al., 2012a, 2012b), por lo general, en consonancia con los resultados del presente trabajo, en tareas de procesamiento de caras no se obtienen diferencias en estos procesos perceptivos (Chaby et al., 2001; Chaby et al., 2003; Galdo-Álvarez et al., 2009b; Pfütze et al., 2002).

Por el contrario, sí se encontraron diferencias en componentes de ERPs asociados al reconocimiento e identificación de caras (P2, P3 temprana y N450). En el intervalo entre los 200 y los 400 ms (P2 y P3 temprana) se encontraron menores amplitudes en los participantes mayores en regiones posteriores específicamente relacionadas con los procesos de reconocimiento y acceso a información específica de la persona, mientras que fue mayor en áreas frontales. Este resultado coincide con los resultados de una gran cantidad de estudios que encuentran en participantes de edad avanzada sobre-activación de áreas frontales, especialmente prefrontales, como estrategia compensatoria para suplir déficits en regiones cerebrales más específicamente relacionadas con los procesos cognitivos que se han de llevar a cabo (Cabeza, 2002; Cabeza et al., 2002). Esta interpretación coincide con una teoría reciente propuesta por Park y Reutter-Lorenz (2009), en la que se explica la compensación aludiendo a un proceso de andamiaje en el que los déficits observados en ciertas funciones neurocognitivas son suplidas o compensadas por el sobre-reclutamiento de estructuras frontales.

Con respecto al acceso a información léxico-fonológica (intervalo 400-550 ms, componente N450), la ausencia de diferencias entre las tres categorías de respuesta en los

mayores, al contrario que lo observado en los jóvenes, sugieren una menor activación de la ruta léxico-fonológica en la condición de denominación exitosa, en línea con los resultados obtenidos en participantes de edad avanzada en tareas de acceso al léxico (Burke et al., 1991; Gollan & Brown, 2006; Randolph et al., 1999).

En los intervalos posteriores a los 550 ms, al contrario que los participantes jóvenes, en los mayores no se encontraron diferencias entre las categorías de respuesta, lo que sugiere una movilización similar de los recursos de procesamiento en las diferentes categorías, lo que parece dar lugar a un procesamiento menos eficaz que podría contribuir al enlentecimiento conductual generalizado observado en los participantes mayores. No obstante, la ausencia de datos referentes a la latencia de los componentes no permite confirmar esta interpretación.

En esta línea, los resultados obtenidos para los componentes motores (MRCPs directos y LRP) fueron especialmente sensibles al efecto de la edad y parecen explicar con bastante precisión los mayores RTs registrados en los participantes de edad avanzada. Así, en el análisis de los MRCPs ante la tarea 1 (Estudio 1.2), los participantes de mayor edad presentaron un 1st-RP de mayor amplitud y duración que los jóvenes, especialmente en la categoría TOT, lo que indicaría un alargamiento en el periodo de preparación de las respuestas motoras. Además, la mayor amplitud del 1st-RP durante los intervalos iniciales asociados a la preparación general del movimiento sugiere que los mayores llevan a cabo una asignación de recursos menos efectiva que los jóvenes, asignando una gran cantidad de recursos a la preparación del movimiento en detrimento de la búsqueda en memoria. Este resultado indicaría un déficit en los participantes mayores en la división de los recursos de procesamiento, en consonancia con resultados obtenidos en tareas duales (Bock & Schneider, 2002; Holtzer et al., 2005; Li & Lindenberger, 2002; Wu & Hallett, 2005).

No obstante, los datos del 1st-RP no permitieron concluir si el enlentecimiento era debido a mecanismos relacionados con la selección de la respuesta o con la preparación efectiva del movimiento. En la tarea 2 (Estudio 2.2) se analizó el LRP con el objetivo de responder a este aspecto. Los resultados obtenidos fueron contundentes, poniendo de manifiesto un alargamiento de los procesos relacionados con la preparación efectiva del movimiento (r-LRP) en los mayores con respecto a los jóvenes, sin diferencias entre los grupos en el tiempo que les llevaba seleccionar la respuesta (s-LRP). Se concluye por tanto, de acuerdo con estudios previos (Falkenstein et al., 2006; Kolev et al., 2006) que el enlentecimiento conductual observado en los mayores en tareas complejas de RT podría ser debido en gran medida al mayor tiempo requerido para activar la respuesta motora a nivel del sistema nervioso central.

Por último, en relación al MP relacionado con las respuestas verbales (Sr-MP) en la tarea 1 (Estudio 1.2), al contrario que en los jóvenes, en el grupo de mayores no se encontraron diferencias entre la categoría K, en la que se recupera un patrón fonético complejo y diferente cada vez, y la condición TOT en la que la verbalización era siempre una fórmula aprendida (“No me sale”). De acuerdo con datos previos (Galdo-Álvarez et al., 2009a; Hasher et al., 2007; Park et al., 2002; Rypma et al., 2001), este resultado podría indicar problemas asociados a la monitorización de la información en memoria de trabajo durante la recuperación, lo que daría lugar a que los mayores tardaran lo mismo en recuperar un patrón fonológico complejo que una fórmula aprendida.

VII. CONCLUSIONES



En definitiva, a partir de todos los datos obtenidos en los estudios que se presentan y tras el análisis y discusión de los resultados, se pueden extraer, además de las conclusiones particulares ya expuestas para cada uno de los estudios presentados, dos conclusiones integradoras que responden a los objetivos generales planteados en esta Tesis Doctoral:

- (1) Los resultados de ERPs para las distintas condiciones de tarea, se adecuan con bastante precisión a las etapas implicadas en el procesamiento de caras propuestas por Valentine et al. (1996) en su modelo integrador. Esto permite establecer un patrón temporal de estos procesos y confirmar la idoneidad de este modelo para explicar el procesamiento de caras. Además, los resultados de las comparaciones entre la denominación exitosa (K) y el desconocimiento del nombre del personaje (DK) con la categoría TOT también nos permiten constatar la idoneidad de la hipótesis de Burke et al. (1991), del déficit de transmisión de los nodos léxicos a los fonológicos en el estado TOT, de manera indirecta integrada en el modelo de Valentine et al. (1996), al asumir la estructura nodal léxico-fonológica propuesta por Burke et al. (1991).
- (2) Los componentes de ERPs especialmente sensibles al efecto de la edad fueron sobre todo aquellos relacionados con el acceso a información almacenada en memoria (reconocimiento e identificación de la cara – mostrando diferencias de amplitud entre grupos de edad durante la denominación exitosa en intervalos temporales correspondientes a P2, P3 temprana y N450); los componentes tardíos asociados con la monitorización de la información y la gestión del conflicto (fases post decisionales relacionadas con las consecuencias del estado TOT – ausencia de diferencias en personas mayores entre categorías en intervalos temporales entre

los 550-1750 ms); y los relacionados con la activación central de las respuestas motoras (programación motora – alargamiento, en personas mayores, de los procesos relacionados con la preparación efectiva de los movimientos reflejada en un comienzo más temprano del 1st-RP y del r-LRP, en especial en la categoría TOT).

Para finalizar, los índices neurocognitivos del procesamiento y la denominación de caras que se mostraron sensibles al envejecimiento sano podrían ser de gran utilidad para valorar el deterioro neurocognitivo implícito en el envejecimiento patológico. Dado que ya en fases prodrómicas de demencia, como en el *deterioro cognitivo ligero*, y de modo acusado en fases leves de la enfermedad de Alzheimer, existe una alteración en los procesos de identificación y/o denominación de personas, los ERPs ante tareas que requieran la puesta en marcha de estos procesos podrían servir como marcadores neurobiológicos del deterioro cognitivo. Por tanto, de cara al establecer índices neurocognitivos que puedan ayudar a entender la progresión del envejecimiento normal hacia la demencia, resulta imprescindible llevar a cabo estudios longitudinales que evalúen en profundidad los procesos mnésicos, tanto relacionados con la recuperación de información como con la memoria de trabajo, así como índices motores de preparación y ejecución del movimiento.

VIII. REFERENCIAS



- Abdel-Rahman, R., & Sommer, W. (2003). Does phonological encoding in speech production always follow the retrieval of semantic knowledge? Electrophysiological evidence for parallel processing. *Cognitive Brain Research*, 16(3), 372-382.
- Abdel-Rahman, R., Sommer, W., & Schweinberger, S. R. (2002). Brain-potential evidence for the time course of access to biographical facts and names of familiar persons. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28(2), 366-373. doi: 10.1037/0278-7393.28.2.366
- Abdel-Rahman, R., van Turenout, M., & Levelt, W. J. M. (2003). Phonological encoding is not contingent on semantic feature retrieval: An electrophysiological study on object naming. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 29(5), 850-860.
- Abrams, L., Trunk, D. L., & Merrill, L. A. (2007). Why a superman cannot help a tsunami: Activation of grammatical class influences resolution of young and older adults' tip-of-the-tongue states. *Psychology and Aging*, 22(4), 835-845. doi:10.1037/0882-7974.22.4.835
- Alario, F. X., Chainay, H., Lehericy, S., & Cohen, L. (2006). The role of the supplementary motor area (SMA) in word production. *Brain Research*, 1076, 129-143.
- Albert, M. S., & Kaplan, E. (1980). Organic implications of neuropsychological deficits in the elderly. En L. W. Poon, L. S. Fozard, D. Cermak, L. D. Arenberg, L. W.

- Thompson (Ed.), *New directions in memory and aging: Proceedings of the George A. Talland memorial conference* (pp. 403-432). Hillsdale: Laurence Erlbaum.
- Allison, T., McCarthy, G., Nobre, A., Puce, A., & Belger, A. (1994). Human extrastriate visual cortex and the perception of faces, words, numbers, and colors. *Cerebral Cortex*, 4(5), 544-554.
- Allison, T., Puce, A., Spencer, D. D., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cerebral Cortex*, 9(5), 415-430.
- Anaki, D., Zion-Golumbic, E., & Bentin, S. (2007). Electrophysiological neural mechanisms for detection, configural analysis and recognition of faces. *NeuroImage*, 37(4), 1407-1416. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.05.054
- Arezzo, J., Vaughan, H. G. (1980). Intracortical sources and surface topography of the motor potential and somatosensory evoked potential in the monkey. En H. H. Kornhuber y L. Deecke (Ed.), *Motivation, motor and sensory processes of the brain: Progress in clinical neurophysiology (vol. 54)* (pp. 77-83). Amsterdam: Elsevier.
- Baird, L. M., & Burton, A. M. (2008). The bilateral advantage for famous faces: Interhemispheric communication or competition? *Neuropsychologia*, 46(5), 1581-1587. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.01.001
- Ball, T., Schreiber, A., Feige, B., Wagner, M., Lucking, C. H., & Kristeva-Feige, R. (1999). The role of higher-order motor areas in voluntary movement as revealed by high-resolution EEG and fMRI. *NeuroImage*, 10(6), 682-694.

- Barbas, H., & Pandya, D. N. (1987). Architecture and frontal cortical connections of the premotor cortex (area 6) in the rhesus monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 256(2), 211-228. doi:10.1002/cne.902560203
- Barton, J. J. (2008). Structure and function in acquired prosopagnosia: Lessons from a series of 10 patients with brain damage. *Journal of Neuropsychology*, 2(1), 197-225.
- Becker, W., & Kristeva, R. (1980). Cerebral potentials prior to various force deployments. *Progress in Brain Research*, 54, 189-194. doi:10.1016/S0079-6123(08)61624-6
- Becker, W., Iwase, K., Jürgens, R., & Kornhuber, H. H. (1976). Bereitschaftspotential preceding voluntary slow and rapid hand movements. En W. C. McCallum & J. R. Knott (Ed.), *The responsive brain* (pp. 99-102). Bristol: J. Wright.
- Begleiter, H., Porjesz, B., & Wang, W. Y. (1995). Event-related brain potentials differentiate priming and recognition to familiar and unfamiliar faces. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(1), 41-49. doi:10.1016/0013-4694(94)00240-L
- Benecke, R., Dick, J. P. R., Rothwell, J. C., Day, B. L., & Marsden, C. D. (1985). Increase of the Bereitschaftspotential in simultaneous and sequential movements. *Neuroscience Letters*, 62(3), 347-352.
- Bentin, S., & Carmel, D. (2002). Accounts for the N170 face-effect: A reply to Rossion, Curran, & Gauthier. *Cognition*, 85(2), 197-202.

- Bentin, S., & Deouell, L. Y. (2000). Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1-3), 35-54.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8(6), 551-565.
- Bian, Z., & Andersen, G. J. (2008). Aging and the perceptual organization of 3-D scenes. *Psychology and Aging*, 23(2), 342-352. doi:10.1037/0882-7974.23.2.342
- Bock, K. & Levelt, W. J. M. (1994). Language production: Grammatical encoding. En M. A. Gernsbacher (Ed.), *Handbook of psycholinguistics* (pp. 945-984). San Diego: Academic Press.
- Bock, O., & Schneider, S. (2002). Sensorimotor adaptation in young and elderly humans. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(7), 761-767.
- Bonin, P., Perret, C., Meot, A., Ferrand, L., & Mermillod, M. (2008). Psycholinguistic norms and face naming times for photographs of celebrities in French. *Behavior Research Methods*, 40(1), 137-146.
- Bötzel, K., & Grusser, O. J. (1989). Electric brain potentials evoked by pictures of faces and non-faces: A search for "face-specific" EEG-potentials. *Experimental Brain Research*, 77(2), 349-360.
- Bötzel, K., Ecker, C., & Schulze, S. (1997). Topography and dipole analysis of reafferent electrical brain activity following the Bereitschaftspotential. *Experimental Brain Research*, 114(2), 352-361.

- Bötzel, K., Schulze, S., & Stodieck, S. R. (1995). Scalp topography and analysis of intracranial sources of face-evoked potentials. *Experimental Brain Research*, 104(1), 135-143.
- Boutet, I., & Faubert, J. (2006). Recognition of faces and complex objects in younger and older adults. *Memory & Cognition*, 34(4), 854-864.
- Boutsen, L., Humphreys, G. W., Praamstra, P., & Warbrick, T. (2006). Comparing neural correlates of configural processing in faces and objects: An ERP study of the Thatcher illusion. *NeuroImage*, 32(1), 352-367. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.03.023
- Brédart, S. (1993). Retrieval failures in face naming. En G. Cohen, & D. M. Burke (Eds.), *Memory for proper names* (pp. 351-366). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Brédart, S., & Valentine, T. (1992). From Monroe to Moreau: An analysis of face naming errors. *Cognition*, 45(3), 187-223.
- Brédart, S., Brennen, T., Delchambre, M., McNeill, A., & Burton, A. M. (2005). Naming very familiar people: When retrieving names is faster than retrieving semantic biographical information. *British Journal of Psychology*, 96(2), 205-214. doi:10.1348/000712605X38378
- Brédart, S., Valentine, T., Calder, A. J., & Gassi, L. (1995). An interactive activation model of face naming. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A: Human Experimental Psychology*, 48(2), 466-486.

- Brennen, T. (1993). The difficulty with recalling people's names: The plausible phonology hypothesis. En G. Cohen, & D. M. Burke (Eds.), *Memory for proper names* (pp. 409-431). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Brooker, B. H., & Donald, M. W. (1980). Contribution of the speech musculature to apparent human EEG asymmetries prior to vocalization. *Brain and Language*, 9(2), 226-245.
- Brown, A. S. (1991). A review of the tip-of-the-tongue experience. *Psychological Bulletin*, 109(2), 204-223.
- Brown, A. S., & Nix, L. A. (1996). Age-related changes in the tip-of-the-tongue experience. *The American Journal of Psychology*, 109(1), 79-91. doi: 10.2307/1422928
- Brown, B. L. (2012). *The tip of the tongue state*. New York: Psychology Press.
- Brown, R., & McNeill, D. (1966). The “tip of the tongue” phenomenon. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 5(4), 325-337. doi: 10.1016/S0022-5371(66)80040-3
- Brown, S., Martinez, M. J., & Parsons, L. M. (2006). Music and language side by side in the brain: A PET study of the generation of melodies and sentences. *The European Journal of Neuroscience*, 23(10), 2791-2803. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.04785.x
- Bruce, V. (1983). Recognizing faces. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B302*, 423-436.

- Bruce, V., & Valentine, T. (1985). Identity priming in the recognition of familiar faces. *British Journal of Psychology*, 76(3), 373-383. doi:10.1111/j.2044-8295.1985.tb01960.x
- Bruce, V., & Young, A. W. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.
- Bruce, V., Valentine, T., & Baddeley, A. (1987). The basis of the 3/4 view advantage in face recognition. *Applied Cognitive Psychology*, 1(2), 109-120. doi:10.1002/acp.2350010204
- Brunia, C. H. M. (1980). What is wrong with legs in motor preparation? En H. H. Kornhuber y L. Deecke (Ed.), *Motivation, motor and sensory processes of the brain: Progress in brain research (vol. 54)* (pp. 232-236). Amsterdam: Elsevier.
- Brunia, C. H. M., & Van Boxtel, G. J. (2000). Motor preparation. En J. T. Cacciopo, L. G. Tassinary, & G. G. Berston (Eds.), *Handbook of psychophysiology* (pp. 507-532). Cambridge: Cambridge University Press.
- Burke, D. M., Locantore, J. K., Austin, A. A., & Chae, B. (2004). Cherry pit primes Brad Pitt: Homophone priming effects on young and older adults' production of proper names. *Psychological Science*, 15(3), 164-170.
- Burke, D. M., MacKay, D. G., Worthley, J. S., & Wade, E. (1991). On the tip of the tongue: What causes word finding failures in young and older adults? *Journal of Memory and Language*, 30(5), 542-579.
- Burton, A. M., & Bruce, V. (1992). I recognize your face but I can't remember your name: A simple explanation? *British Journal of Psychology*, 83(1), 45-60.

- Burton, A. M., & Bruce, V. (1993). Naming faces and naming names: Exploring an interactive activation model of name retrieval. *Memory*, 1, 457-480.
- Burton, A. M., Bruce, V., & Johnston, R. A. (1990). Understanding face recognition with an interactive activation model. *British Journal of Psychology*, 81, 361-380.
- Burton, A. M., Jenkins, R., & McNeill A. (2002, Abril). *Putting names to faces: No theory seems to work*. Trabajo presentado en el Joint Meeting of EPS and Belgian Psychological Society (Ed.), Leuven, Belgium.
- Butterworth, B. (1989). Lexical access in speech production. En W. Marslen-Wilson (Ed.), *Lexical representation and process* (pp. 108-135). Cambridge, MA: MIT Press.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: The HAROLD model. *Psychology and Aging*, 17(1), 85-100.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: Compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17(3), 1394-1402.
- Cabeza, R., Grady, C. L., Nyberg, L., McIntosh, A. R., Tulving, E., Kapur, S., . . . Craik, F. I. (1997). Age-related differences in neural activity during memory encoding and retrieval: A positron emission tomography study. *The Journal of Neuroscience*, 17(1), 391-400.
- Cabeza, R., Nyberg, L., & Park, D. C. (2005). Cognitive neuroscience of aging: Emergence of a new discipline. En R. Cabeza, L. Nyberg, & D. C. Park (Eds.),

- Cognitive neuroscience of aging. Linking cognitive and cerebral aging* (pp. 3-15). New York: Oxford University Press.
- Caharel, S., Courtay, N., Bernard, C., Lalonde, R., & Rebai, M. (2005). Familiarity and emotional expression influence an early stage of face processing: An electrophysiological study. *Brain and Cognition*, 59(1), 96-100. doi:10.1016/j.bandc.2005.05.005
- Caharel, S., d'Arripe, O., Ramon, M., Jacques, C., & Rossion, B. (2009). Early adaptation to repeated unfamiliar faces across viewpoint changes in the right hemisphere: Evidence from the N170 ERP component. *Neuropsychologia*, 47(3), 639-643. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.11.016
- Calautti, C., Serrati, C., & Baron, J. C. (2001). Effects of age on brain activation during auditory-cued thumb-to-index opposition: A positron emission tomography study. *Stroke*, 32(1), 139-146.
- Caldara, R., Deiber, M. P., Andrey, C., Michel, C. M., Thut, G., & Hauert, C. A. (2004). Actual and mental motor preparation and execution: A spatiotemporal ERP study. *Experimental Brain Research*, 159(3), 389-399. doi:10.1007/s00221-004-2101-0
- Caldara, R., Thut, G., Servoir, P., Michel, C. M., Bovet, P., & Renault, B. (2003). Face versus non-face object perception and the 'other-race' effect: A spatio-temporal event-related potential study. *Clinical Neurophysiology*, 114(3), 515-528.
- Calderwood, L., & Burton, A. M. (2006). Children and adults recall the names of highly familiar faces faster than semantic information. *British Journal of Psychology*, 97(4), 441-454. doi:10.1348/000712605X84124

- Campanella, S., Joassin, F., Rossion, B., De Volder, A., Bruyer, R., & Crommelinck, M. (2001). Association of the distinct visual representations of faces and names: A PET activation study. *NeuroImage*, 14(4), 873-882. doi:10.1006/nimg.2001.0877
- Caramazza, A., & Miozzo, M. (1997). The relation between syntactic and phonological knowledge in lexical access: Evidence from the 'tip-of-the-tongue' phenomenon. *Cognition*, 64(3), 309-343.
- Carney, R., & Temple, C. M. (1993). Prosopagnosia? A possible category-specific anomia for faces. *Cognitive Neuropsychology*, 10(2), 185-195. doi:10.1080/02643299308253460
- Carrillo-de-la-Peña, M. T., Galdo-Álvarez, S., & Lastra-Barreira, C. (2008). Equivalent is not equal: Primary motor cortex (MI) activation during motor imagery and execution of sequential movements. *Brain Research*, 1226, 134-143. doi:10.1016/j.brainres.2008.05.089
- Carrillo-de-la-Peña, M. T., Lastra-Barreira, C., & Galdo-Álvarez, S. (2006). Limb (hand vs. foot) and response conflict have similar effects on event-related potentials (ERPs) recorded during motor imagery and overt execution. *European Journal of Neuroscience*, 24(2), 635-643. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.04926.x
- Carson, D. R., Burton, A. M., & Bruce, V. (2000). Putting names to faces: A review and tests of the models. *Pragmatics & Cognition*, 8(1), 9-62. doi:10.1075/pc.8.1.03car
- Castro, A., Díaz, F., & van Boxtel, J.M. (2005). What happens to the readiness potential when the movement is not executed? *Neuroreport*, 16(15), 1609-1613.

- Castro, A., Díaz, F., & van Boxtel, J.M. (2007). How does a short history of spinal cord injury affect movement-related brain potentials? *European Journal of Neurosciences*, 25, 2927-2934.
- Chaby, L., George, N., Renault, B., & Fiori, N. (2003). Age-related changes in brain responses to personally known faces: An event-related potential (ERP) study in humans. *Neuroscience Letters*, 349(2), 125-129.
- Chaby, L., Jemel, B., George, N., Renault, B., & Fiori, N. (2001). An ERP study of famous face incongruity detection in middle age. *Brain and Cognition*, 45(3), 357-377. doi:10.1006/brcg.2000.1272
- Chainay, H., Krainik, A., Tanguy, M. L., Gerardin, E., Le Bihan, D., & Lehericy, S. (2004). Foot, face and hand representation in the human supplementary motor area. *Neuroreport*, 15(5), 765-769.
- Cheyne, D., & Weinberg, H. (1989). Neuromagnetic fields accompanying unilateral finger movements: Pre-movement and movement-evoked fields. *Experimental Brain Research*, 78(3), 604-612.
- Cheyne, D., Bakhtazad, L., & Gaetz, W. (2006). Spatiotemporal mapping of cortical activity accompanying voluntary movements using an event-related beamforming approach. *Human Brain Mapping*, 27(3), 213-229. doi:10.1002/hbm.20178
- Christensen, H., Mackinnon, A. J., Korten, A. E., Jorm, A. F., Henderson, A. S., Jacomb, P., & Rodgers, B. (1999). An analysis of diversity in the cognitive performance of elderly community dwellers: Individual differences in change scores as a function of age. *Psychology and Aging*, 14(3), 365-379.

- Cleary, A. M. (2006). Relating familiarity-based recognition and the tip-of-the-tongue phenomenon: Detecting a word's recency in the absence of access to the word. *Memory & Cognition*, 34(4), 804-816.
- Cleary, A. M., & Reyes, N. L. (2009). Scene recognition without identification. *Acta Psychologica*, 131(1), 53-62. doi:10.1016/j.actpsy.2009.02.006
- Cleary, A. M., & Specker, L. E. (2007). Recognition without face identification. *Memory & Cognition*, 35(7), 1610-1619. doi:10.3758/BF03193495
- Coffey, C. E., Saxton, J. A., Ratcliff, G., Bryan, R. N., & Lucke, J. F. (1999). Relation of education to brain size in normal aging: Implications for the reserve hypothesis. *Neurology*, 53(1), 189-196.
- Cohen, G., & Faulkner, D. (1986). Memory for proper names: Age differences in retrieval. *British Journal of Developmental Psychology*, 4(2), 187-197. doi:10.1111/j.2044-835X.1986.tb01010.x
- Coles, M. G. H. (1989). Modern mind-brain reading - psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology*, 26(3), 251-269.
- Cooper, R., McCallum, W. C., & Cornthwaite, S. P. (1989). Slow potential changes related to the velocity of target movement in a tracking task. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72(3), 232-239.
- Craik, F. I. M. (1986). A functional account of age differences in memory. En H. H. F. Klix (Ed.), *Human memory and cognitive capabilities* (pp. 409-422). Amsterdam: Elsevier.

- Craik, F. I. M., & Salthouse, T. A. (2000). *Handbook of aging and cognition II*. Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Craik, F. I. M., Anderson, N. D., Kerr, S. A., Li, K. Z. H. (1995). Memory changes in normal ageing. En A. D. Baddeley, B. A. Wilson, & F. N. Watts (Eds.), *Handbook of memory disorders* (pp. 211-241). New York: Wiley.
- Cross, E. S., & Burke, D. M. (2004). Do alternative names block young and older adults' retrieval of proper names? *Brain and Language*, 89(1), 174-181. doi:10.1016/S0093-934X(03)00363-8
- Crosson, B., Sadek, J. R., Maron, L., Gokcay, D., Mohr, C. M., Auerbach, E. J., . . . Briggs, R. W. (2001). Relative shift in activity from medial to lateral frontal cortex during internally versus externally guided word generation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(2), 272-283.
- Cunnington, R., Windischberger, C., & Moser, E. (2005). Pre-movement activity of the pre-supplementary motor area and the readiness for action: Studies of time-resolved event-related functional MRI. *Human Movement Science*, 24(5-6), 644-656. doi:10.1016/j.humov.2005.10.001
- Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L., & Moser, E. (2002). The preparation and execution of self-initiated and externally-triggered movement: A study of event-related fMRI. *NeuroImage*, 15(2), 373-385.
- Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L., & Moser, E. (2003). The preparation and readiness for voluntary movement: A high-field event-related fMRI study of the Bereitschafts-BOLD response. *NeuroImage*, 20(1), 404-412.

- Cunnington, R., Windischberger, C., Robinson, S., & Moser, E. (2006). The selection of intended actions and the observation of others' actions: A time-resolved fMRI study. *NeuroImage*, 29(4), 1294-1302. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.09.028
- Dahlgren, D. J. (1998). Impact of knowledge and age on tip-of-the-tongue rates. *Experimental Aging Research*, 24(2), 139-153. doi:10.1080/036107398244283
- Damasio, A. R., Tranel, D., & Damasio, H. (1990). Face agnosia and the neural substrates of memory. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 89-109. doi:10.1146/annurev.ne.13.030190.000513
- Damasio, H., Grabowski, T. J., Tranel, D., Hichwa, R. D., & Damasio, A. R. (1996). A neural basis for lexical retrieval. *Nature*, 380(6574), 499-505. doi:10.1038/380499a0
- Damasio, H., Tranel, D., Grabowski, T., Adolphs, R., & Damasio, A. (2004). Neural systems behind word and concept retrieval. *Cognition*, 92(1-2), 179-229.
- Damian, M. F., & Abdel-Rahman, R. (2003). Semantic priming in the name retrieval of objects and famous faces. *British Journal of Psychology*, 94(4), 517-527. doi:10.1348/000712603322503079
- Daniel, S., & Bentin, S. (2010). Age-related changes in processing faces from detection to identification: ERP evidence. *Neurobiology and Aging*, 33(1), doi:10.1016/j.neurobiolaging.2010.09.001
- de Jong, R., Wierda, M., Mulder, G., & Mulder, L. J. (1988). Use of partial stimulus information in response processing. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 14(4), 682-692.

- Deecke, L. & Kornhuber, H. H. (1977). Cerebral potentials and the initiation of voluntary movement. En J. E. Desmedt (Ed.), *Attention, voluntary contraction and event-related cerebral potentials. Progress in clinical neurophysiology (vol. 1)* (pp. 132-150). Basel: Karger.
- Deecke, L. (1980). Influence of age on the human cerebral potentials associated with voluntary movements. En D. G. Stein (Ed.), *The psychobiology of aging: Problems and perspectives* (pp. 411-423). Amsterdam: Elsevier.
- Deecke, L. (1987). Bereitschaftspotential as an indicator of movement preparation in supplementary motor area and motor cortex. En R. Porter (Ed.), *Motor areas of the cerebral cortex* (pp. 231-245). Chichester: Wiley.
- Deecke, L., & Kornhuber, H. H. (1978). An electrical sign of participation of the mesial 'supplementary' motor cortex in human voluntary finger movement. *Brain Research*, 159(2), 473-476.
- Deecke, L., Eisinger, H., & Kornhuber, H. H. (1980). Comparison of Bereitschaftspotential, premotion positivity and motor potential preceding voluntary flexion and extension movements in man. En H. H. Kornhuber, & L. Deecke (Eds.), *Motivation, motor and sensory processes of the brain: Electrical potentials, behavior and clinical use* (pp. 171-176). Amsterdam: Elsevier.
- Deecke, L., Engel, M., Lang, W., & Kornhuber, H. H. (1986). Bereitschaftspotential preceding speech after holding breath. *Experimental Brain Research*, 65(1), 219-223.
- Deecke, L., Grözing, B., & Kornhuber, H. H. (1976). Voluntary finger movement in man: Cerebral potentials and theory. *Biological Cybernetics*, 23(2), 99-119.

- Deecke, L., Scheid, P., & Kornhuber, H. H. (1969). Distribution of readiness potential, pre-motion positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements. *Experimental Brain Research*, 7(2), 158-168.
- Delazer, M., Semenza, C., Reiner, M., Hofer, R., & Benke, T. (2003). Anomia for people names in DAT: Evidence for semantic and post-semantic impairments. *Neuropsychologia*, 41(12), 1593-1598. doi:10.1016/S0028-3932(03)00116-7 ER
- Dell, G. S. (1986). A spreading-activation theory of retrieval in sentence production. *Psychological Review*, 93(3), 283-321.
- Dell, G. S., & O'Seaghdha, P. G. (1991). Mediated and convergent lexical priming in language production: A comment on Levelt et al. (1991). *Psychological Review*, 98(4), 604-614.
- Dell, G. S., Schwartz, M. F., Martin, N., Saffran, E. M., & Gagnon, D. A. (1997). Lexical access in aphasic and nonaphasic speakers. *Psychological Review*, 104(4), 801-838.
- Díaz, F., Lindín, M., Galdo-Álvarez, S., Facal, D., & Juncos-Rabadán, O. (2007). An event-related potentials study of face identification and naming: The tip-of-the-tongue state. *Psychophysiology*, 44(1), 50-68.
- Dick, J. P., Rothwell, J. C., Day, B. L., Cantello, R., Buruma, O., Gioux, M., . . . Marsden, C. D. (1989). The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease. *Brain*, 112 (1), 233-244.
- Dietl, T., Trautner, P., Staedtgen, M., Vannuchi, M., Mecklinger, A., Grunwald, T., . . . Kurthen, M. (2005). Processing of famous faces and medial temporal lobe event-

- related potentials: A depth electrode study. *NeuroImage*, 25(2), 401-407.
doi:10.1016/j.neuroimage.2004.11.033
- Dirnberger, G., Fickel, U., Lindinger, G., Lang, W., & Jahanshahi, M. (1998). The mode of movement selection: Movement-related cortical potentials prior to freely selected and repetitive movements. *Experimental Brain Research*, 120(2), 263-272.
- Dirnberger, G., Reumann, M., Endl, W., Lindinger, G., Lang, W., & Rothwell, J. C. (2000). Dissociation of motor preparation from memory and attentional processes using movement-related cortical potentials. *Experimental Brain Research*, 135(2), 231-240.
- Donchin, E., & Coles, M. G. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Sciences*, 11(3), 357-427.
doi:10.1017/S0140525X00058027
- Donohue, S. E., Wendelken, C., & Bunge, S. A. (2008). Neural correlates of preparation for action selection as a function of specific task demands. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(4), 694-706. doi:10.1162/jocn.2008.20042
- Eger, E., Schweinberger, S. R., Dolan, R. J., & Henson, R. N. (2005). Familiarity enhances invariance of face representations in human ventral visual cortex: fMRI evidence. *NeuroImage*, 26(4), 1128-1139. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.03.010
- Eimer, M. (1998). The lateralized readiness potential as an on-line measure of central response activation processes. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers*, 30(1), 146-156. doi:10.3758/BF03209424

- Eimer, M. (1999). Facilitatory and inhibitory effects of masked prime stimuli on motor activation and behavioural performance. *Acta Psychologica*, 101(2-3), 293-313.
- Eimer, M. (2000a). Attentional modulations of event-related brain potentials sensitive to faces. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1), 103-116. doi:10.1080/026432900380517
- Eimer, M. (2000b). Effects of face inversion on the structural encoding and recognition of faces. evidence from event-related brain potentials. *Cognitive Brain Research*, 10(1-2), 145-158.
- Eimer, M. (2000c). Event-related brain potentials distinguish processing stages involved in face perception and recognition. *Clinical Neurophysiology*, 111(4), 694-705.
- Eimer, M. (2000d). The face-specific N170 component reflects late stages in the structural encoding of faces. *Neuroreport*, 11(10), 2319-2324.
- Eimer, M., Holmes, A., & McGlone, F. P. (2003). The role of spatial attention in the processing of facial expression: An ERP study of rapid brain responses to six basic emotions. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 3(2), 97-110.
- Ellis, A. W., Flude, B. M., Young, A., & Burton, A. M. (1996). Two loci of repetition priming in the recognition of familiar faces. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 22(2), 295-308. doi:10.1037/0278-7393.22.2.295
- Ellis, R. D., Goldberg, J. H., & Detweiler, M. C. (1996). Predicting age-related differences in visual information processing using a two-stage queuing model. *The Journals of Gerontology. Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, 51(3), 155-65.

- Ertl, J. y Schafer, E. W. P. (1969). Erratum. *Life Sciences*, 8, 559.
- Ertl, J., & Schafer, E. W. (1967). Cortical activity preceding speech.. *Life Sciences*, 6(5), 473-479. doi:10.1016/0024-3205(67)90050-1
- Etard, O., Mellet, E., Papathanassiou, D., Benali, K., Houde, O., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2000). Picture naming without Broca's and Wernicke's area. *Neuroreport*, 11(3), 617-622.
- Evrard, M. (2002). Ageing and lexical access to common and proper names in picture naming. *Brain and Language*, 81(1-3), 174-179. doi:10.1006/brln.2001.2515
- Facal-Mayo, D., Juncos-Rabadán, O., Álvarez, M., Pereiro-Rozas, A. X., & Díaz-Fernández, F. (2006). Efectos del envejecimiento en el acceso al léxico. El fenómeno de la punta de la lengua ante los nombres propios. *Revista de Neurología*, 43(12), 719-723.
- Falkenstein, M., Yordanova, J., & Kolev, V. (2006). Effects of aging on slowing of motor-response generation. *International Journal of Psychophysiology*, 59(1), 22-29. doi:10.1016/j.ijpsycho.2005.08.004
- Fan, J., Kolster, R., Ghajar, J., Suh, M., Knight, R. T., Sarkar, R., & McCandliss, B. D. (2007). Response anticipation and response conflict: An event-related potential and functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, 27(9), 2272-2282. doi:10.1523/JNEUROSCI.3470-06.2007
- Farrell, M. T., & Abrams, L. (2011). Tip-of-the-tongue states reveal age differences in the syllable frequency effect. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 37(1), 277-285. doi:10.1037/a0021328

- Fery, P., Vincent, E., & Brédart, S. (1995). Personal name anomia: A single case study. *Cortex*, 31(1), 191-198.
- Feve, A.P., Bathien, N., & Rondot, P. (1991). Les potentiels corticaux liés au mouvement de l'homme âgé. *Neurophysiologie Clinique*, 21(4), 281-291.
- Fogler, K. A., & James, L. E. (2007). Charlie brown versus snow white: The effects of descriptiveness on young and older adults' retrieval of proper names. *The Journals of Gerontology: Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 62B(4), 201-207. doi:10.1093/geronb/62.4.P201
- Freude, G., Ullsperger, P., Kruger, H., & Pietschmann, M. (1988). The Bereitschaftspotential in preparation to mental activities. *International Journal of Psychophysiology*, 6(4), 291-297.
- Frick-Horbury, D., & Guttentag, R. E. (1998). The effects of restricting hand gesture production on lexical retrieval and free recall. *The American Journal of Psychology*, 111(1), 43-62. doi:10.2307/1423536
- Friedman, D. (2000). Event-related brain potential investigations of memory and aging. *Biological Psychology*, 54(1-3), 175-206.
- Fu, C. H., Morgan, K., Suckling, J., Williams, S. C., Andrew, C., Vythelingum, G. N., & McGuire, P. K. (2002). A functional magnetic resonance imaging study of overt letter verbal fluency using a clustered acquisition sequence: Greater anterior cingulate activation with increased task demand. *NeuroImage*, 17(2), 871-879.

- Gainotti, G. (2007). Face familiarity feelings, the right temporal lobe and the possible underlying neural mechanisms. *Brain Research Reviews*, 56(1), 214-235. doi:10.1016/j.brainresrev.2007.07.009
- Galdo-Álvarez, S., & Carrillo-de-la-Peña, M. T. (2004). ERP evidence of MI activation without motor response execution. *Neuroreport*, 15(13), 2067-2070.
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009a). Age-related prefrontal over-recruitment in semantic memory retrieval: Evidence from successful face naming and the tip-of-the-tongue state. *Biological Psychology*, 82(1), 89-96. doi:10.1016/j.biopsycho.2009.06.003
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009b). The effect of age on event-related potentials (ERP) associated with face naming and with the tip-of-the-tongue (TOT) state. *Biological Psychology*, 81, 14-23.
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2009c). Naming faces: A multidisciplinary and integrated review. *Psicothema*, 21(4), 521-527.
- Galdo-Álvarez, S., Lindín, M., & Díaz, F. (2011). Brain dynamics associated with face-naming and the tip-of-the-tongue state. *Psicothema*, 23(2), 189-195.
- Gao, L., Xu, J., Zhang, B., Zhao, L., Harel, A., & Bentin, S. (2009). Aging effects on early-stage face perception: An ERP study. *Psychophysiology*, 46(5), 970-983. doi:10.1111/j.1469-8986.2009.00853.x
- Gauthier, I., Tarr, M. J., Moylan, J., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Anderson, A. W. (2000). The fusiform "face area" is part of a network that processes faces at the individual level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 495-504.

- George, N., Evans, J., Fiori, N., Davidoff, J., & Renault, B. (1996). Brain events related to normal and moderately scrambled faces. *Cognitive Brain Research*, 4(2), 65-76.
- Gerloff, C., Corwell, B., Chen, R., Hallett, M., & Cohen, L. G. (1998). The role of the human motor cortex in the control of complex and simple finger movement sequences. *Brain*, 121(9), 1695-1709.
- Gobbini, M. I., & Haxby, J. V. (2007). Neural systems for recognition of familiar faces. *Neuropsychologia*, 45(1), 32-41. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.015
- Gobbini, M. I., Leibenluft, E., Santiago, N., & Haxby, J. V. (2004). Social and emotional attachment in the neural representation of faces. *NeuroImage*, 22(4), 1628-1635. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.03.049
- Goffaux, V., & Rossion, B. (2007). Face inversion disproportionately impairs the perception of vertical but not horizontal relations between features. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33(4), 995-1002. doi:10.1037/0096-1523.33.4.995
- Goldberg, G. (1985). Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *Behavioral and Brain Sciences*, 8(4), 567-616. doi:10.1017/S0140525X00045167
- Gollan, T. H., & Brown, A. S. (2006). From tip-of-the-tongue (TOT) data to theoretical implications in two steps: When more TOTs means better retrieval. *Journal of Experimental Psychology: General*, 135(3), 462-483. doi:10.1037/0096-3445.135.3.462

- Gollan, T. H., Montoya, R. I., & Bonanni, M. P. (2005). Proper names get stuck on bilingual and monolingual speakers' tip of the tongue equally often. *Neuropsychology*, 19(3), 278-287. doi:10.1037/0894-4105.19.3.278
- Gorno-Tempini, M. L., & Price, C. J. (2001). Identification of famous faces and buildings: A functional neuroimaging study of semantically unique items. *Brain: A Journal of Neurology*, 124(10), 2087-2097. doi:10.1093/brain/124.10.2087
- Gorno-Tempini, M. L., Cipolotti, L., & Price, C. J. (2000). Category differences in brain activation studies: Where do they come from? *Proceedings of the Royal Society of London: Series B, Biological Sciences*, 267(1449), 1253-1258. doi:10.1098/rspb.2000.1135
- Gorno-Tempini, M. L., Price, C. J., Josephs, O., Vandenberghe, R., Cappa, S. F., Kapur, N., . . . Tempini, M. L. (1998). The neural systems sustaining face and proper-name processing. *Brain*, 121 (11), 2103-2118.
- Gowen, E., & Miall, R. C. (2007). Differentiation between external and internal cuing: An fMRI study comparing tracing with drawing. *NeuroImage*, 36(2), 396-410. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.03.005
- Grabow, J. D., & Elliott, F. W. (1974). The electrophysiological assessment of hemispheric asymmetries during speech. *Journal of Speech and Hearing Research*, 17(1), 64-72.
- Grady, C. L., Bernstein, L. J., Beig, S., Siegenthaler, A. L. (2002). The effects of encoding strategy on age-related changes in the functional neuroanatomy of face memory. *Psychology and Aging*, 17, 7-23.

- Grady, C. L., Maisog, J. M., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Mentis, M. J., Salerno, J. A., . . . Haxby, J. V. (1994). Age-related-changes in cortical blood-flow activation during visual processing of faces and location. *Journal of Neuroscience*, *14*(3), 1450-1462.
- Grady, C. L., McIntosh, A. R., Bookstein, F., Horwitz, B., Rapoport, S. I., & Haxby, J. V. (1998). Age-related changes in regional cerebral blood flow during working memory for faces. *NeuroImage*, *8*(4), 409-425. doi:10.1006/nimg.1998.0376
- Grady, C. L., McIntosh, A. R., Horwitz, B., & Rapoport, S. I. (2000). Age-related changes in the neural correlates of degraded and nondegraded face processing. *Cognitive Neuropsychology*, *17*(1), 165-186. doi:10.1080/026432900380553
- Gratton, G., Coles, M. G. H., Sirevaag, E. J., Eriksen, C. W., & Donchin, E. (1988). Pre- and post-stimulus activation of response channels: A psychophysiological analysis. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *14*(3), 331-344.
- Greene, J. D., & Hodges, J. R. (1996). Identification of famous faces and famous names in early Alzheimer's disease. relationship to anterograde episodic and general semantic memory. *Brain*, *119*(1), 111-128.
- Grill-Spector, K., & Kanwisher, N. (2005). Visual recognition: As soon as you know it is there, you know what it is. *Psychological Science*, *16*(2), 152-160. doi:10.1111/j.0956-7976.2005.00796.x

- Grill-Spector, K., Knouf, N., & Kanwisher, N. (2004). The fusiform face area subserves face perception, not generic within-category identification. *Nature Neuroscience*, 7(5), 555-562. doi:10.1038/nn1224
- Grözinger, B., Kornhuber, & H. H., Kriebel, J. (1977). Human cerebral potentials preceding speech production, phonation, and movements of the mouth and tongue, with reference to respiratory and extracerebral potentials. En J. E. Desmedt (Ed.), *Language and hemispheric lateralization in man: Cerebral ERPs* (pp. 87-103). Basel: Karger.
- Grözinger, B., Kornhuber, H. H., & Kriebel, J. (1975). Methodological problems in investigation of cerebral potentials preceding speech - determining onset and suppressing artifacts caused by speech. *Neuropsychologia*, 13(3), 263-270.
- Grözinger, B., Kornhuber, H. H., Kriebel, J., Szirtes, J., & Westphal, K. T. (1980). The Bereitschaftspotential preceding the act of speaking. also an analysis of artifacts. *Progress in Brain Research*, 54, 798-804.
- Grözinger, B., Kornhuber, H.H., & Kroeber, J. (1979). Participation of mesial cortex in speech: Evidence from cerebral potentials preceding speech production in man. En O. Creutzfeldt, H. Scheich, & C. Schreiner (Eds.), *Hearing mechanisms and speech. experimental brain research (suppl. vol. 2)* (pp. 189-192). New York: Springer-Verlag.
- Grünewald, G., & Grünewald-Zuberbier, E. (1983). Cerebral potentials during voluntary ramp movements in aiming tasks. En A. W. K. Gaillard, & W. Ritter (Eds.), *Tutorials in ERP research: Endogenous components* (pp. 311-327). Amsterdam: North-Holland Publishers.

- Gunji, A., Kakigi, R., & Hoshiyama, M. (2000). Spatiotemporal source analysis of vocalization-associated magnetic fields. *Cognitive Brain Research*, 9(2), 157-163.
- Guo, C., Voss, J. L., & Paller, K. A. (2005). Electrophysiological correlates of forming memories for faces, names, and face-name associations. *Cognitive Brain Research*, 22(2), 153-164.
- Haaland, K. Y., Elsinger, C. L., Mayer, A. R., Durgerian, S., & Rao, S. M. (2004). Motor sequence complexity and performing hand produce differential patterns of hemispheric lateralization. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(4), 621-636. doi:10.1162/089892904323057344
- Haggard, P., & Eimer, M. (1999). On the relation between brain potentials and the awareness of voluntary movements. *Experimental Brain Research*, 126(1), 128-133.
- Halit, H., de Haan, M., & Johnson, M. H. (2000). Modulation of event-related potentials by prototypical and atypical faces. *Neuroreport*, 11(9), 1871-1875.
- Halsband, U., & Freund, H. J. (1990). Premotor cortex and conditional motor learning in man. *Brain*, 113(1), 207-222.
- Hanley, J. R. (2011). Why are names of people associated with so many phonological retrieval failures? *Psychonomic Bulletin & Review*, 18(3), 612-617. doi:10.3758/s13423-011-0082-0
- Hanley, J. R., & Chapman, E. (2008). Partial knowledge in a tip-of-the-tongue state about two- and three-word proper names. *Psychonomic Bulletin & Review*, 15(1), 156-160.

- Hanley, J. R., & Cowell, E. S. (1988). The effects of different types of retrieval cues on the recall of names of famous faces. *Memory & Cognition*, 16(6), 545-555. doi:10.3758/BF03197056
- Hanly, S., & Vandenberg, B. (2010). Tip-of-the-tongue and word retrieval deficits in dyslexia. *Journal of Learning Disabilities*, 43(1), 15-23. doi:10.1177/0022219409338744
- Hari, R., Antervo, A., Katila, T., Poutanen, T., Seppänen, M., Tuomisto, T., Varpula, T. (1983). Cerebromagnetic fields associated with voluntary limb movements in man. *Nuovo Cimento*, 2D, 484-495.
- Harley, T. A., & Bown, H. E. (1998). What causes a tip-of-the-tongue state? Evidence for lexical neighbourhood effects in speech production. *British Journal of Psychology*, 89, 151-174.
- Harris, D. M., & Kay, J. (1995). I recognize your face but I can't remember your name: Is it because names are unique? *British Journal of Psychology*, 86(3), 345-358.
- Hasher, L., & Zacks, R. T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. En G. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation (vol. 22)* (pp. 193-225). New York: Academic Press.
- Hasher, L., Lustig, C., & Zacks, R. T. (2007). Inhibitory mechanisms and the control of attention. En A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, & J. Towse (Eds.), *Variation in working memory* (pp. 227-249). New York: Oxford University Press.
- Hasher, L., Zacks, R. T., & May, C. P. (1999). Inhibitory control, circadian arousal, and age. En A. K. D. Gopher (Ed.), *Attention and performance XVII. cognitive regulation*

of performance: Interaction of theory and application (pp. 653-675). Cambridge: MIT Press.

Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(6), 223-233. doi:10.1016/S1364-6613(00)01482-0

Hay, D. C., Young, A. W., & Ellis, A. W. (1991). Routes through the face recognition system. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, 43(4), 761-791.

Heine, M. K., Ober, B. A., & Shenaut, G. K. (1999). Naturally occurring and experimentally induced tip-of-the-tongue experiences in three adult age groups. *Psychology and Aging*, 14(3), 445-457. doi:10.1037/0882-7974.14.3.445

Henson, R. N., Mattout, J., Singh, K. D., Barnes, G. R., Hillebrand, A., & Friston, K. (2007). Population-level inferences for distributed MEG source localization under multiple constraints: Application to face-evoked fields. *NeuroImage*, 38(3), 422-438. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.07.026

Herrmann, M. J., Ehlis, A. C., Ellgring, H., & Fallgatter, A. J. (2005). Early stages (P100) of face perception in humans as measured with event-related potentials (ERPs). *Journal of Neural Transmission*, 112(8), 1073-1081. doi:10.1007/s00702-004-0250-8

Herzmann, G., Schweinberger, S. R., Sommer, W., & Jentzsch, I. (2004). What's special about personally familiar faces? A multimodal approach. *Psychophysiology*, 41(5), 688-701. doi:10.1111/j.1469-8986.2004.00196.x

- Heuninckx, S., Wenderoth, N., Debaere, F., Peeters, R., & Swinnen, S. P. (2005). Neural basis of aging: The penetration of cognition into action control. *Journal of Neuroscience*, 25(29), 6787-6796. doi:10.1523/JNEUROSCI.1263-05.2005
- Hill, H., & Bruce, V. (1996). The effects of lighting on the perception of facial surfaces. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22(4), 986-1004. doi:10.1037/0096-1523.22.4.986
- Hoffman, E. A., & Haxby, J. V. (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature Neuroscience*, 3(1), 80-84.
- Holtzer, R., Stern, Y., & Rakitin, B. C. (2005). Predicting age-related dual-task effects with individual differences on neuropsychological tests. *Neuropsychology*, 19(1), 18-27. doi: 10.1037/0894-4105.19.1.18.
- Huddy, V., Schweinberger, S. R., Jentsch, I., & Burton, A. M. (2003). Matching faces for semantic information and names: An event-related brain potentials study. *Cognitive Brain Research*, 17(2), 314-26.
- Hugenberg, K., & Sacco, D. F. (2008). Social categorization and stereotyping: How social categorization biases person perception and face memory. *Social and Personality Psychology Compass*, 2(2), 1052-1072. doi:10.1111/j.1751-9004.2008.00090.x
- Hunter, K. E., Blaxton, T. A., Bookheimer, S. Y., Figlozzi, C., Gaillard, W. D., Grandin, C., . . . Theodore, W. H. (1999). (15)O water positron emission tomography in language localization: A study comparing positron emission tomography visual and

computerized region of interest analysis with the Wada test. *Annals of Neurology*, 45(5), 662-665.

Hutchinson, S., Kobayashi, M., Horkan, C. M., Pascual-Leone, A., Alexander, M. P., & Schlaug, G. (2002). Age-related differences in movement representation. *NeuroImage*, 17(4), 1720-1728.

Ikeda, A., & Shibasaki, H. (1992). Invasive recording of movement-related cortical potentials in humans. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 9(4), 509-520.

Ikeda, A., & Shibasaki, H. (2003). Generator mechanisms of Bereitschaftspotential as studied by epicortical recording in patients with intractable partial epilepsy. En M. H. M. Jahanshahi (Ed.), *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. (pp. 45-59). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.

Ikeda, A., Lüders, H. O., Burgess, R. C., Sakamoto, A., Klem, G. H., Morris, H. H., 3rd, & Shibasaki, H. (1995). Generator locations of movement-related potentials with tongue protrusions and vocalizations: Subdural recording in human. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 96(4), 310-328.

Ikeda, A., Shibasaki, H., Nagamine, T., Terada, K., Kaji, R., Fukuyama, H., & Kimura, J. (1994). Dissociation between contingent negative variation and Bereitschaftspotential in a patient with cerebellar efferent lesion. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 90(5), 359-364.

Indefrey, P., & Levelt, W. J. M. (2000). The neural correlates of language production. En M. Gazzaniga (Ed.), *The new cognitive neurosciences* (pp. 845-865). Cambridge, MA: MIT Press.

- Indefrey, P., & Levelt, W. J. M. (2004). The spatial and temporal signatures of word production components. *Cognition*, 92(1-2), 101-144.
- Ishizuka, H., Tomi, H., Sunohara, N. (1996). Age-related changes in movement-related cortical potentials. *Nippon Ronen Igakkai Zasshi. Japanese Journal of Geriatrics*, 33(8), 586-591.
- Itier, R. J., & Taylor, M. J. (2002). Inversion and contrast polarity reversal affect both encoding and recognition processes of unfamiliar faces: A repetition study using ERPs. *NeuroImage*, 15(2), 353-372. doi:10.1006/nimg.2001.0982
- Itier, R. J., & Taylor, M. J. (2004). Source analysis of the N170 to faces and objects. *Neuroreport*, 15(8), 1261-1265.
- Izaute, M., & Bonin, P. (2006). Retrieval of names in face and object naming in an interference study. *Memory*, 14(4), 400-414. doi:10.1080/09658210500419966
- Jahanshahi, M., Jenkins, I. H., Brown, R. G., Marsden, C. D., Passingham, R. E., & Brooks, D. J. (1995). Self-initiated versus externally triggered movements I. an investigation using measurement of regional cerebral blood-flow with PET and movement-related potentials in normal and Parkinson's disease subjects. *Brain*, 118, 913-933.
- James, L. E. (2006). Specific effects of aging on proper name retrieval: Now you see them, now you don't. *The Journals of Gerontology: Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, 61B(3), 180-P183. doi:10.1093/geronb/61.3.P180

- James, L. E., & Burke, D. M. (2000). Phonological priming effects on word retrieval and tip-of-the-tongue experiences in young and older adults. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 26(6), 1378-1391.
- Jemel, B., George, N., Olivares, E., Fiori, N., & Renault, B. (1999). Event-related potentials to structural familiar face incongruity processing. *Psychophysiology*, 36(4), 437-452.
- Jemel, B., Pisani, M., Rousselle, L., Crommelinck, M., & Bruyer, R. (2005). Exploring the functional architecture of person recognition system with event-related potentials in a within- and cross-domain self-priming of faces. *Neuropsychologia*, 43(14), 2024-2040. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.03.016
- Jemel, B., Schuller, A. M., & Goffaux, V. (2010). Characterizing the spatio-temporal dynamics of the neural events occurring prior to and up to overt recognition of famous faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(10), 2289-305.
- Jemel, B., Schuller, A. M., Cheref-Khan, Y., Goffaux, V., Crommelinck, M., & Bruyer, R. (2003). Stepwise emergence of the face-sensitive N170 event-related potential component. *Neuroreport*, 14(16), 2035-2039. doi:10.1097/01.wnr.0000092465.31470.2f
- Jenkins, I. H., Jahanshahi, M., Jueptner, M., Passingham, R. E., & Brooks, D. J. (2000). Self-initiated versus externally triggered movements. II. the effect of movement predictability on regional cerebral blood flow. *Brain*, 123(6), 1216-1228.
- Joassin, F., Campanella, S., Debatisse, D., Guerit, J. M., Bruyer, R., & Crommelinck, M. (2004). The electrophysiological correlates sustaining the retrieval of face-name

- associations: An ERP study. *Psychophysiology*, 41(4), 625-635. doi:10.1111/j.1469-8986.2004.00181.x
- Joassin, F., Meert, G., Campanella, S., & Bruyer, R. (2007). The associative processes involved in faces-proper names versus animals-common names binding: A comparative ERP study. *Biological Psychology*, 75(3), 286-299. doi:10.1016/j.biopsycho.2007.04.002
- Johnson, M. H. (2011). Face perception: A developmental perspective. En A. J. Calder, G. Rhodes, M. H. Johnson, & J. V. Haxby (Eds.), *The Oxford handbook of face perception* (pp. 3-14). New York: Oxford university press.
- Johnston, S. A., Bruce, V. (1990). Lost properties? Retrieval differences between name codes and semantic codes for familiar people. *Psychological Research*, 52, 62-67.
- Jones, G. V. (1989). Back to Woodworth: Role of interlopers in the tip-of-the-tongue phenomenon. *Memory & Cognition*, 17(1), 69-76. doi:10.3758/BF03199558
- Juncos-Rabadán, O., Facal, D., Álvarez, M., & Rodríguez, M. S. (2006). El fenómeno de la punta de la lengua en el proceso de envejecimiento. *Psicothema*, 18(3), 501-506.
- Juncos-Rabadán, O., Facal, D., Rodríguez, M. S., & Pereiro, A. X. (2010). Lexical knowledge and lexical retrieval in ageing: Insights from a tip-of-the-tongue (TOT) study. *Language and Cognitive Processes*, 25(10), 1301-1334. doi:0.1080/01690961003589484
- Kampf, M., Nachson, I., & Babkoff, H. (2002). A serial test of the laterality of familiar face recognition. *Brain and Cognition*, 50(1), 35-50. doi:10.1016/S0278-2626(02)00008-8

- Kanwisher, N., & Barton, J. S. (2011). The functional architecture of the face system: Integrating evidence from fMRI and patient studies. En A. J. Calder, G. Rhodes, M. H. Johnson, & J. V. Haxby (Eds.), *The Oxford handbook of face perception* (pp. 111-129). New York: Oxford University Press.
- Kaufmann, J. M., & Schweinberger, S. R. (2004). Expression influences the recognition of familiar faces. *Perception*, 33(4), 399-408. doi:10.1068/p5083
- Kauranen, K., & Vanharanta, H. (1996). Influences of aging, gender, and handedness on motor performance of upper and lower extremities. *Perceptual and Motor Skills*, 82(2), 515-525.
- Keller, P. E., Wascher, E., Prinz, W., Waszak, F., Koch, I., & Rosenbaum, D. A. (2006). Differences between intention-based and stimulus-based actions. *Journal of Psychophysiology*, 20(1), 9-20. doi:10.1027/0269-8803.20.1.9
- Keller, T. A., Carpenter, P. A., & Just, M. A. (2001). The neural bases of sentence comprehension: An fMRI examination of syntactic and lexical processing. *Cerebral Cortex*, 11(3), 223-237.
- Kemeny, S., Xu, J., Park, G. H., Hosey, L. A., Wettig, C. M., & Braun, A. R. (2006). Temporal dissociation of early lexical access and articulation using a delayed naming task: An fMRI study. *Cerebral Cortex*, 16(4), 587-595.
- Kikyo, H., Ohki, K., & Sekihara, K. (2001). Temporal characterization of memory retrieval processes: An fMRI study of the 'tip of the tongue' phenomenon. *European Journal of Neuroscience*, 14(5), 887-892.

- Kirsch, W., & Hennighausen, E. (2010). ERP correlates of linear hand movements: Distance dependent changes. *Clinical Neurophysiology*, 121(8), 1285-1292. doi:10.1016/j.clinph.2010.02.151
- Kitamura, J., Shibasaki, H., Takagi, A., Nabeshima, H., & Yamaguchi, A. (1993). Enhanced negative slope of cortical potentials before sequential as compared with simultaneous extensions of two fingers. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 86(3), 176-182.
- Kolev, V., Falkenstein, M., & Yordanova, J. (2006). Motor-response generation as a source of aging-related behavioural slowing in choice-reaction tasks. *Neurobiology and Aging*, 27(11), 1719-1730. doi:10.1016/j.neurobiolaging.2005.09.027
- Koriat, A. (1993). How do we know that we know? The accessibility model of the feeling of knowing. *Psychological Review*, 100(4), 609-639.
- Koriat, A., & Levy-Sadot, R. (2001). The combined contributions of the cue-familiarity and accessibility heuristics to feelings of knowing. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 27(1), 34-53. doi:10.1037/0278-7393.27.1.34
- Kornhuber, H. H., & Deecke, L. (1965). Hirnpotentialänderungen bei willkürbewegungen und passiven bewegungen des menschen: Bereitschaftspotential und reafferente potentiale. *Pflügers Archiv Für Die Gesamte Physiologie Des Menschen Und Der Tiere*, 284, 1-17.
- Kutas, M., & Donchin, E. (1974). Studies of squeezing: Handedness, responding hand, response force, and asymmetry of readiness potential. *Science*, 186(4163), 545-548.

- Kutas, M., & Donchin, E. (1980). Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials. *Brain Research*, 202(1), 95-115.
- Kutas, M., & Federmeier, K. D. (2000). Electrophysiology reveals semantic memory use in language comprehension. *Trends in Cognitive Sciences*, 4(12), 463-470.
- Kutas, M., & Hillyard, S. A. (1980). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, 207(4427), 203-205.
- Labyt, E., Szurhaj, W., Bourriez, J., Cassim, F., Defebvre, L., Destee, A., & Derambure, P. (2004). Influence of aging on cortical activity associated with a visuo-motor task. *Neurobiology and Aging*, 25(6), 817-27.
- Latinus, M., & Taylor, M. J. (2005). Holistic processing of faces: Learning effects with mooney faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(8), 1316-1327.
doi:10.1162/0898929055002490
- Lau, E., Almeida, D., Hines, P. C., & Poeppel, D. (2009). A lexical basis for N400 context effects: Evidence from MEG. *Brain and Language*, 111(3), 161-172.
doi:10.1016/j.bandl.2009.08.007
- Lehmann, C., Mueller, T., Federspiel, A., Hubl, D., Schroth, G., Huber, O., . . . Dierks, T. (2004). Dissociation between overt and unconscious face processing in fusiform face area. *NeuroImage*, 21(1), 75-83.
- Letourneau, S. M., & Mitchell, T. V. (2008). Behavioral and ERP measures of holistic face processing in a composite task. *Brain and Cognition*, 67(2), 234-245.
doi:10.1016/j.bandc.2008.01.007

- Leuthold, H., & Jentzsch, I. (2001). Neural correlates of advance movement preparation: A dipole source analysis approach. *Cognitive Brain Research*, 12(2), 207-224.
- Levelt, W. J. M. (1989). *Speaking: From intention to articulation*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Levelt, W. J. M. (1992). Accessing words in speech production: Stages, processes and representations. *Cognition*, 42(1-3), 1-22.
- Levelt, W. J. M., Roelofs, A., & Meyer, A. S. (1999). A theory of lexical access in speech production. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(1), 1-75.
- Levy, R. S. (1977). The question of electrophysiological asymmetries preceding speech. En Whitaker, H., Whitaker, H.A. (Ed.), *Studies in neurolinguistics* (pp. 287-318). New York: Academic Press.
- Li, K. Z. H., & Lindenberger, U. (2002). Relations between aging sensory/sensorimotor and cognitive functions. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26(7), 777-783.
- Li, S. C., & Lindenberger, U. (1999). Cross-level unification: A computational exploration of the link between deterioration of neurotransmitter systems and differentiation of cognitive abilities in old age. En L. G. Nilsson, & H. J. Markowitsch (Eds.), *Cognitive neuroscience of memory* (pp. 103-146). Seattle: Hogrefe & Huber.
- Libet, B. (2003). The Bereitschaftspotential and the conscious will/intention to act. En M. H. M. Jahanshahi, & M. Hallett (Eds.), *The Bereitschaftspotential. Movement - related cortical potentials* (pp. 35-44). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.

- Libet, B., Wright, E. W., & Gleason, C. A. (1982). Readiness-potentials preceding unrestricted 'spontaneous' vs. pre-planned voluntary acts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 54(3), 322-335.
- Lindín, M., & Díaz, F. (2010). Event-related potentials in face naming and tip-of-the-tongue state: Further results. *International Journal of Psychophysiology*, 77(1), 53-58. doi:10.1016/j.ijpsycho.2010.04.002
- Lindín, M., Díaz, F., Capilla, A., Ortiz, T., & Maestú, F. (2010). On the characterization of the spatio-temporal profiles of brain activity associated with face naming and the tip-of-the-tongue state: A magnetoencephalographic (MEG) study. *Neuropsychologia*, 48(6), 1757-1766. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.02.025
- Litman, J. A., Hutchins, T. L., & Russon, R. K. (2005). Epistemic curiosity, feeling-of-knowing, and exploratory behaviour. *Cognition and Emotion*, 19(4), 559-582. doi:10.1080/02699930441000427
- Liu, J., Harris, A., & Kanwisher, N. (2002). Stages of processing in face perception: An MEG study. *Nature Neuroscience*, 5(9), 910-916. doi:10.1038/nn909
- Liu, J., Harris, A., & Kanwisher, N. (2010). Perception of face parts and face configurations: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(1), 203-211. doi:10.1162/jocn.2009.21203
- Loucks, T. M., Poletto, C. J., Simonyan, K., Reynolds, C. L., & Ludlow, C. L. (2007). Human brain activation during phonation and exhalation: Common volitional control for two upper airway functions. *NeuroImage*, 36(1), 131-143. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.01.049

- Loveless, N. E. (1980). Aging effects in simple RT and voluntary movement paradigms. *Progress in Brain Research*, 54, 547-551.
- Loveless, N. E., & Sanford, A. J. (1974). Effects of age on the Contingent Negative Variation and preparatory set in reaction time task. *Journal of Gerontology*, 29, 52-63.
- Lucchelli, F., & De Renzi, E. (1992). Proper name anomia. *Cortex*, 28(2), 221-230.
- Luppino, G., & Rizzolatti, G. (2000). The organization of the frontal motor cortex. *News in Physiological Sciences : An International Journal of Physiology Produced Jointly by the International Union of Physiological Sciences and the American Physiological Society*, 15, 219-224.
- Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., & Rizzolatti, G. (1993). Corticocortical connections of area F3 (SMA-proper) and area F6 (pre-SMA) in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 338(1), 114-140. doi:10.1002/cne.903380109
- MacKay, D. G. (1987). *The organization of perception and action: A theory for language and other cognitive skills*. New York: Springer-Verlag.
- MacKay, D. G., & Burke, D. M. (1990). Cognition and aging: A theory of new learning and the use of old connections. En T. M. Hess (Ed.), (pp. 213-263). Oxford: North-Holland. doi:10.1016/S0166-4115(08)60159-4
- MacKenzie, G., & Donaldson, D. I. (2009). Examining the neural basis of episodic memory: ERP evidence that faces are recollected differently from names. *Neuropsychologia*, 47(13), 2756-2765. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.05.025

- Marful, A., Ortega, A., & Bajo, T. (2010). ¿Perjudica Antonio Banderas a Javier Bardem?: La competición semántica en tareas de nombrado de personas. *Psicológica*, 31, 219-239.
- Maril, A., Simons, J. S., Mitchell, J. P., Schwartz, B. L., & Schacter, D. L. (2003). Feeling-of-knowing in episodic memory: An event-related fMRI study. *NeuroImage*, 18(4), 827-836.
- Maril, A., Simons, J. S., Weaver, J. J., & Schacter, D. L. (2005). Graded recall success: An event-related fMRI comparison of tip of the tongue and feeling of knowing. *NeuroImage*, 24(4), 1130-1138.
- Maril, A., Wagner, A. D., & Schacter, D. L. (2001). On the tip of the tongue: An event-related fMRI study of semantic retrieval failure and cognitive conflict. *Neuron*, 31(4), 653-660.
- Martin, A., & Chao, L. L. (2001). Semantic memory and the brain: Structure and processes. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(2), 194-201. doi:10.1016/S0959-4388(00)00196-3
- Martins, I. P., & Farrajota, L. (2007). Proper and common names: A double dissociation. *Neuropsychologia*, 45(8), 1744-1756. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.12.016
- Martins, I. P., Loureiro, C., Rodrigues, S., Dias, B., & Slade, P. (2010). Factors affecting the retrieval of famous names. *Neurological Sciences*, 31(3), 269-276. doi:10.1007/s10072-009-0176-x

- Mattay, V. S., Fera, F., Tessitore, A., Hariri, A. R., Das, S., Callicott, J. H., & Weinberger, D. R. (2002). Neurophysiological correlates of age-related changes in human motor function. *Neurology*, 58(4), 630-635.
- Maurer, D., Le Grand, R., Mondloch, C. J. (2002). The many faces of configural processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(6), 255-260. doi:10.1016/S1364-6613(02)01903-4
- Maylor, E. A. (1998). Retrieving names in old age: Short- and (very) long-term effects of repetition. *Memory & Cognition*, 26(2), 309-319.
- Mazard, A., Laou, L., Joliot, M., & Mellet, E. (2005). Neural impact of the semantic content of visual mental images and visual percepts. *Cognitive Brain Research*, 24(3), 423-435. doi:10.1016/j.cogbrainres.2005.02.018
- McAdam, D. W., & Whitaker, H. A. (1971). Language production: Electroencephalographic localization in normal human brain. *Science*, 172(3982), 499-502.
- McArdle, J. J., Mari, Z., Pursley, R. H., Schulz, G. M., & Braun, A. R. (2009). Electrophysiological evidence of functional integration between the language and motor systems in the brain: A study of the speech Bereitschaftspotential. *Clinical Neurophysiology*, 120(2), 275-284. doi:10.1016/j.clinph.2008.10.159
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(5), 605-610. doi:10.1162/jocn.1997.9.5.605

- McClelland, J. L. (1981). Retrieving general and specific information from stored knowledge of specifics. *Proceedings of the Third Annual Conference of the Cognitive Science Society*, 170-172.
- Metcalfe, J., Schwartz, B. L., & Joaquim, S. G. (1993). The cue-familiarity heuristic in metacognition. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 19(4), 851-864. doi:10.1037/0278-7393.19.4.851
- Meyer, A. S., & Bock, K. (1992). The tip-of-the-tongue phenomenon: Blocking or partial activation? *Memory & Cognition*, 20(6), 715-726. doi:10.3758/BF03202721
- Michel, C., Caldara, R., & Rossion, B. (2006). Same-race faces are perceived more holistically than other-race faces. *Visual Cognition*, 14(1), 55-73. doi:10.1080/13506280500158761
- Milivojevic, B., Clapp, W. C., Johnson, B. W., & Corballis, M. C. (2003). Turn that frown upside down: ERP effects of thatcherization of misorientated faces. *Psychophysiology*, 40(6), 967-978. doi:10.1111/1469-8986.00115
- Miozzo, M., & Caramazza, A. (1997). Retrieval of lexical-syntactic features in tip-of-the-tongue states. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23(6), 1410-1423.
- Moore, V., & Valentine, T. (1998). The effect of age of acquisition on speed and accuracy of naming famous faces. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, 51(3), 485-513. doi:10.1080/713755779

- Morrell, L.K., & Huntington, D.A. (1972). Cortical potentials time-locked to speech production: Evidence for probable cerebral origin. *Life Sciences*, 11(1), 921-929.
- Mortensen, A., Meyer, A. S., & Humphreys, G. W. (2006). Age-related effects on speech production: A review. *Language and Cognitive Processes*, 21(1), 238-290. doi:10.1080/01690960444000278
- Morton, J. (1969). Interaction of information in word recognition. *Psychological Review*, 76(2), 165-178. doi:10.1037/h0027366
- Mouchetant-Rostaing, Y., Giard, M. H., Bentin, S., Aguera, P. E., & Pernier, J. (2000). Neurophysiological correlates of face gender processing in humans. *European Journal of Neuroscience*, 12(1), 303-310.
- Müller, O., & Hagoort, P. (2006). Access to lexical information in language comprehension: Semantics before syntax. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(1), 84-96. doi:10.1162/089892906775249997
- Murtha, S., Chertkow, H., Beauregard, M., & Evans, A. (1999). The neural substrate of picture naming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11(4), 399-423.
- Nagamine, T., Kajola, M., Salmelin, R., Shibasaki, H., & Hari, R. (1996). Movement-related slow cortical magnetic fields and changes of spontaneous MEG- and EEG-brain rhythms. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 99(3), 274-286.
- Olivares, E. I., & Iglesias, J. (2008). Brain potentials and integration of external and internal features into face representations. *International Journal of Psychophysiology*, 68(1), 59-69. doi:10.1016/j.ijpsycho.2008.01.003

- Olivares, E. I., & Iglesias, J. (2010). Brain potential correlates of the "internal features advantage" in face recognition. *Biological Psychology*, 83(2), 133-142. doi:10.1016/j.biopsycho.2009.11.011
- Olivares, E. I., Iglesias, J., & Bobes, M. A. (1998). Searching for face-specific long latency ERPs: A topographic study of effects associated with mismatching features. *Brain Research.Cognitive Brain Research*, 7(3), 343-356.
- Olivares, E. I., Iglesias, J., & Rodríguez-Holguín, S. (2003). Long-latency ERPs and recognition of facial identity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(1), 136-151.
- Olivares, E.I., & Iglesias, J. (2000). Bases neurales de la percepción y el reconocimiento de caras. *Revista de Neurología*, 30(10), 946-952.
- Otsuka, Y., Suzuki, K., Fujii, T., Miura, R., Endo, K., Kondo, H., & Yamadori, A. (2005). Proper name anomia after left temporal subcortical hemorrhage. *Cortex*, 41(1), 39-47.
- Palermo, R., & Rhodes, G. (2007). Are you always on my mind? A review of how face perception and attention interact. *Neuropsychologia*, 45(1), 75-92. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2006.04.025
- Park, D. C., & Reuter-Lorenz, P. (2009). The adaptive brain: Aging and neurocognitive scaffolding. *Annual Review of Psychology*, 60, 173-196. doi:10.1146/annurev.psych.59.103006.093656
- Park, D. C., Lautenschlager, G., Hedden, T., Davidson, N. S., Smith, A. D., & Smith, P. K. (2002). Models of visuospatial and verbal memory across the adult life span. *Psychology and Aging*, 17(2), 299-320.

- Paulesu, E., Frith, C. D., & Frackowiak, R. S. (1993). The neural correlates of the verbal component of working memory. *Nature*, 362(6418), 342-345. doi:10.1038/362342a0
- Penfield, W., & Roberts, L. (1959). *Speech and brain mechanisms*. Princeton: Princeton University Press.
- Pfütze, E. M., Sommer, W., & Schweinberger, S. R. (2002). Age-related slowing in face and name recognition: Evidence from event-related brain potentials. *Psychology and Aging*, 17(1), 140-160.
- Polich, J., & Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: An integrative review. *Biological Psychology*, 41(2), 103-146.
- Praamstra, P., Cools, A. R., Stegeman, D. F., & Horstink, M. W. (1996). Movement-related potential measures of different modes of movement selection in Parkinson's disease. *Journal of the Neurological Sciences*, 140(1-2), 67-74.
- Praamstra, P., Plat, E. M., Meyer, A. S., & Horstink, M. W. (1999). Motor cortex activation in Parkinson's disease: Dissociation of electrocortical and peripheral measures of response generation. *Movement Disorders*, 14(5), 790-799.
- Praamstra, P., Stegeman, D. F., Horstink, M. W., & Cools, A. R. (1996). Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 98(6), 468-477.
- Proverbio, A. M., Lilli, S., Semenza, C., & Zani, A. (2001). ERP indexes of functional differences in brain activation during proper and common names retrieval. *Neuropsychologia*, 39(8), 815-827.

- Proverbio, A. M., Mariani, S., Zani, A., & Adorni, R. (2009). How are 'Barack Obama' and 'president elect' differentially stored in the brain? An ERP investigation on the processing of proper and common noun pairs. *PloS One*, 4(9), e7126. doi: 10.1371/journal.pone.0007126
- Puce, A., Allison, T., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. III: Effects of top-down processing on face-specific potentials. *Cerebral Cortex*, 9(5), 445-458. doi:10.1093/cercor/9.5.445
- Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1998). Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *The Journal of Neuroscience*, 18(6), 2188-2199.
- Quinn, K. A., Mason, M. F., & McRae, C. N. (2010). When Arnold is “The terminator”, we no longer see him as a man: The temporal determinants of person perception. *Experimental Psychology*, 57(1), 27-35. doi:10.1027/1618-3169/a000004
- Ramon, M., Caharel, S., & Rossion, B. (2011). The speed of recognition of personally familiar faces. *Perception*, 40(4), 437-449. doi: 10.1068/p6794
- Randolph, C., Lansing, A. E., Ivnik, R. J., Cullum, C. M., & Hermann, B. P. (1999). Determinants of confrontation naming performance. *Archives of Clinical Neuropsychology*, 14(6), 489-496.
- Rastle, K. G., & Burke, D. M. (1996). Priming the tip of the tongue: Effects of prior processing on word retrieval in young and older adults. *Journal of Memory and Language*, 35(4), 586-605.

- Reason, J. T., & Lucas, D. (1984). Using cognitive diaries to investigate naturally occurring memory blocks. En J. E. Harris, P. E. Morris (Ed.), *Everyday memory, actions, and absent mindedness* (pp. 53-70). London: Academic Press.
- Rektor, I. (2003). Intracerebral recordings of the Bereitschaftspotential and related potentials in cortical and subcortical structures in human subjects. En M. Jahanshahi, & M. Hallett (Eds.), *The Bereitschaftspotential: Movement-related cortical potentials* (pp. 61-77). New York: Kluwer Academics/Plenum Publishers.
- Reuter-Lorenz, P. (2002). New visions of the aging brain and mind. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(9), 394-400.
- Rhodes, G., Ewing, L., Hayward, W. G., Maurer, D., Mondloch, C. J., & Tanaka, J. W. (2009). Contact and other-race effects in configural and component processing of faces. *British Journal of Psychology*, 100(4), 717-728. doi:10.1348/000712608X396503
- Richter, W., Andersen, P. M., Georgopoulos, A. P., & Kim, S. G. (1997). Sequential activity in human motor areas during a delayed cued finger movement task studied by time-resolved fMRI. *Neuroreport*, 8(5), 1257-1261.
- Rieth, C. A., & Huber, D. E. (2010). Priming and habituation for faces: Individual differences and inversion effects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 36(3), 596-618. doi:10.1037/a0018737
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889-901. doi:10.1016/S0896-6273(01)00423-8

- Rodríguez-Fornells, A., Schmitt, B. M., Kutas, M., & Münte, T. F. (2002). Electrophysiological estimates of the time course of semantic and phonological encoding during listening and naming. *Neuropsychologia*, 40(7), 778-787.
- Ross, L. A., McCoy, D., Coslett, H. B., Olson, I. R., & Wolk, D. A. (2011). Improved proper name recall in aging after electrical stimulation of the anterior temporal lobes. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 3(16), 1-8. doi:10.3389/fnagi.2011.00016
- Rossion, B. (2008). Picture-plane inversion leads to qualitative changes of face perception. *Acta Psychologica*, 128(2), 274-289. doi:10.1016/j.actpsy.2008.02.003
- Rossion, B., & Boremanse, A. (2011). Robust sensitivity to facial identity in the right human occipito-temporal cortex as revealed by steady-state visual-evoked potentials. *Journal of Vision*, 11(2): 16, 1-21. doi:10.1167/11.2.16; 10.1167/11.2.16
- Rossion, B., Joyce, C. A., Cottrell, G. W., & Tarr, M. J. (2003). Early lateralization and orientation tuning for face, word, and object processing in the visual cortex. *NeuroImage*, 20(3), 1609-1624.
- Rowe, J. B., Toni, I., Josephs, O., Frackowiak, R. S., & Passingham, R. E. (2000). The prefrontal cortex: Response selection or maintenance within working memory? *Science*, 288(5471), 1656-1660.
- Rypma, B., Prabhakaran, V., Desmond, J. E., & Gabrieli, J. D. E. (2001). Age differences in prefrontal cortical activity in working memory. *Psychology and Aging*, 16(3), 371-384. doi: 10.1037//0882-7974.16.3.371

- Saarinen, T., Laaksonen, H., Parviainen, T., & Salmelin, R. (2006). Motor cortex dynamics in visuomotor production of speech and non-speech mouth movements. *Cerebral Cortex*, 16(2), 212-222.
- Saavedra, C., Iglesias, J., & Olivares, E. I. (2010). Event-related potentials elicited by the explicit and implicit processing of familiarity in faces. *Clinical EEG and Neuroscience*, 41(1), 24-31.
- Saavedra, C., Iglesias, J., & Olivares, E. I. (2012b). Event-related potentials elicited by face identity processing in elderly adults with cognitive impairment. *Experimental Aging Research*, 38(2), 220-245. doi:10.1080/0361073X.2012.660057
- Saavedra, C., Olivares, E. I., & Iglesias, J. (2012a). Cognitive decline effects at an early stage: Evidence from N170 and VPP. *Neuroscience Letters*, 518(2), 149-153. doi:10.1016/j.neulet.2012.04.075
- Sadeh, B., & Yovel, G. (2010). Why is the N170 enhanced for inverted faces? An ERP competition experiment. *NeuroImage*, 53(2), 782-9.
- Sagiv, N., & Bentin, S. (2001). Structural encoding of human and schematic faces: Holistic and part-based processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(7), 937-951. doi:10.1162/089892901753165854
- Sailer, A., Dichgans, J., & Gerloff, C. (2000). The influence of normal aging on the cortical processing of a simple motor task. *Neurology*, 55(7), 979-985.
- Salmelin, R., & Sams, M. (2002). Motor cortex involvement during verbal versus non-verbal lip and tongue movements. *Human Brain Mapping*, 16(2), 81-91.

- Salmelin, R., Forss, N., Knuutila, J., & Hari, R. (1995). Bilateral activation of the human somatomotor cortex by distal hand movements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 95(6), 444-452.
- Salthouse, T. A. (1985). *A theory of cognitive aging*. Amsterdam: North-Holland.
- Salthouse, T. A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological Review*, 103(3), 403-428.
- Salthouse, T. A. (2000). Aging and measures of processing speed. *Biological Psychology*, 54(1-3), 35-54.
- Satow, T., Ikeda, A., Yamamoto, J., Begum, T., Thuy, D. H., Matsushashi, M., . . . Shibasaki, H. (2004). Role of primary sensorimotor cortex and supplementary motor area in volitional swallowing: A movement-related cortical potential study. *American Journal of Physiology. Gastrointestinal and Liver Physiology*, 287(2), 459-70. doi:10.1152/ajpgi.00323.2003
- Schaie, K. W., & Schaie, J. P. (1977). Clinical assessment and aging. En J. E. Birren, & K. W. Schaie (Eds.), *Handbook of the psychology of aging* (pp. 692-723). New York: Van Nostrand Reinhold Company.
- Schiltz, C., & Rossion, B. (2006). Faces are represented holistically in the human occipito-temporal cortex. *NeuroImage*, 32(3), 1385-1394. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.05.037
- Schmitt, B. M., Munte, T. F., & Kutas, M. (2000). Electrophysiological estimates of the time course of semantic and phonological encoding during implicit picture naming. *Psychophysiology*, 37(4), 473-484.

- Schmitt, B. M., Schiltz, K., Zaake, W., Kutas, M., & Munte, T. F. (2001). An electrophysiological analysis of the time course of conceptual and syntactic encoding during tacit picture naming. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(4), 510-522.
- Schriefers, H. (1990). Lexical and conceptual factors in the naming of relations. *Cognitive Psychology*, 22(1), 111-142.
- Schumacher, E. H., Cole, M. W., & D'Esposito, M. (2007). Selection and maintenance of stimulus-response rules during preparation and performance of a spatial choice-reaction task. *Brain Research*, 1136(1), 77-87. doi:10.1016/j.brainres.2006.11.081
- Schwartz, B. L. (1994). Sources of information in metamemory: Judgments of learning and feelings of knowing. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1(3), 357-375. doi:10.3758/BF03213977
- Schwartz, B. L. (1999). Sparkling at the end of the tongue: The etiology of tip-of-the-tongue phenomenology. *Psychonomic Bulletin & Review*, 6(3), 379-393.
- Schwartz, B. L. (2001). The phenomenology of naturally-occurring tip of the tongue states: A diary study. En S. P. Shohov (Ed.), *Advances in psychology research* (vol. 8) (pp. 73-84). Huntington: Nova Science Publishers.
- Schwartz, B. L. (2006). Tip of the tongue states as metacognition. *Metacognition Learning*, 1(2), 149-158.
- Schwartz, B. L. (2008). Working memory load differentially affects tip-of-the-tongue states and feeling-of-knowing judgments. *Memory & Cognition*, 36(1), 9-19.

- Schwartz, B. L., & Metcalfe, J. (2011). Tip-of-the-tongue (TOT) states: Retrieval, behavior, and experience. *Memory & Cognition*, 39(5), 737-749. doi:10.3758/s13421-010-0066-8
- Schweich, M., Van der Linden, M., Brédart, S., & Bruyer, R. (1992). Daily-life difficulties in person recognition reported by young and elderly subjects. *Applied Cognitive Psychology*, 6(2), 161-172. doi:10.1002/acp.2350060206
- Schweinberger, S. R. (1996). How Gorbachev primed Yeltsin: Analyses of associative priming in person recognition by means of reaction times and event-related brain potentials. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 22(6), 1383-1407.
- Schweinberger, S. R., Burton, A. M., & Kelly, S. W. (2001). Priming the access to names of famous faces. *British Journal of Psychology*, 92, 303-317.
- Schweinberger, S. R., Huddy, V., & Burton, A. M. (2004). N250r: A face-selective brain response to stimulus repetitions. *Neuroreport*, 15(9), 1501-1505.
- Schweinberger, S. R., Pickering, E. C., Jentsch, I., Burton, A. M., & Kaufmann, J. M. (2002). Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Brain Research Cognitive Brain Research*, 14(3), 398-409.
- Seidenberg, M., Griffith, R., Sabsevitz, D., Moran, M., Haltiner, A., Bell, B., . . . Hermann, B. (2002). Recognition and identification of famous faces in patients with unilateral temporal lobe epilepsy. *Neuropsychologia*, 40(4), 446-456.

- Semenza, C. (2006). Retrieval pathways for common and proper names. *Cortex*, 42(6), 884-891.
- Semenza, C., & Zettin, M. (1989). Evidence from aphasia for the role of proper names as pure referring expressions. *Nature*, 342(6250), 678-679. doi:10.1038/342678a0
- Semenza, C., Mondini, S., & Zettin, M. (1995). The anatomical basis of proper name processing. A critical review. *Neurocase*, 1(2), 183-188.
- Semenza, C., Mondini, S., Borgo, F., Pasini, M., & Sgaramella, M. T. (2003). Proper names in patients with early Alzheimer's disease. *Neurocase*, 9(1), 63-69. doi:10.1076/neur.9.1.63.14370
- Semenza, C., Sartori, G., & D'Andrea, J. (2003). He can tell which master craftsman blew a venetian vase, but he can not name the pope: A patient with a selective difficulty in naming faces. *Neuroscience Letters*, 352(1), 73-75.
- Sergent, J. (1984). An investigation into component and configural processes underlying face perception. *British Journal of Psychology*, 75(2), 221-242. doi:10.1111/j.2044-8295.1984.tb01895.x
- Sergent, J., Ohta, S., & MacDonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. A positron emission tomography study. *Brain*, 115(1), 15-36.
- Shafto, M. A., Burke, D. M., Stamatakis, E. A., Tam, P. P., & Tyler, L. K. (2007). On the tip-of-the-tongue: Neural correlates of increased word-finding failures in normal aging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(12), 2060-2070. doi:10.1162/jocn.2007.19.12.2060

- Shafto, M., Stamatakis, E., Tam, P., & Tyler, L. (2010). Word retrieval failures in old age: The relationship between structure and function. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(7), 1530-1540.
- Shah, N. J., Marshall, J. C., Zafiris, O., Schwab, A., Zilles, K., Markowitsch, H. J., & Fink, G. R. (2001). The neural correlates of person familiarity. A functional magnetic resonance imaging study with clinical implications. *Brain*, 124(4), 804-815.
- Shibasaki, H., & Hallett, M. (2006). What is the Bereitschaftspotential? *Clinical Neurophysiology*, 117(11), 2341-2356.
- Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E., & Halliday, A. M. (1980). Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 49(3-4), 213-226.
- Shibasaki, H., Barrett, G., Neshige, R., Hirata, I., & Tomoda, H. (1986). Volitional movement is not preceded by cortical slow negativity in cerebellar dentate lesion in man. *Brain Research*, 368(2), 361-365.
- Shibasaki, H., Sadato, N., Lyshkow, H., Yonekura, Y., Honda, M., Nagamine, T., . . . Konishi, J. (1993). Both primary motor cortex and supplementary motor area play an important role in complex finger movement. *Brain*, 116, 1387-1398.
- Shimoyama I, Ninchoji T, & Uemura K. (1990). The finger-tapping test. A quantitative analysis. *Archives of Neurology*, 47, 681-684.
doi:10.1001/archneur.1990.00530060095025

- Shuster, L. I., & Lemieux, S. K. (2005). An fMRI investigation of covertly and overtly produced mono- and multisyllabic words. *Brain and Language*, 93(1), 20-31. doi:10.1016/j.bandl.2004.07.007
- Simonetta, M., Clanet, M., & Rascol, O. (1991). Bereitschaftspotential in a simple movement or in a motor sequence starting with the same simple movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 81(2), 129-134.
- Singh, J., Knight, R. T., Woods, D. L., Beckley, D. J., & Clayworth, C. (1990). Lack of age effects on human brain potentials preceding voluntary movements. *Neuroscience Letters*, 119(1), 27-31.
- Slobounov, S. M., Ray, W. J., & Simon, R. F. (1998). Movement-related potentials accompanying unilateral finger movements with special reference to rate of force development. *Psychophysiology*, 35(5), 537-548.
- Slobounov, S., Hallett, M., & Newell, K. M. (2004). Perceived effort in force production as reflected in motor-related cortical potentials. *Clinical Neurophysiology*, 115(10), 2391-2402. doi:10.1016/j.clinph.2004.05.021
- Smith, C. D., Umberger, G. H., Manning, E. L., Slevin, J. T., Wekstein, D. R., Schmitt, F. A., . . . Gash, D. M. (1999). Critical decline in fine motor hand movements in human aging. *Neurology*, 53(7), 1458-1461.
- Smith, M. E., & Halgren, E. (1987). Event-related potentials elicited by familiar and unfamiliar faces. En R. Johnson, J. W. Rohrbaugh, & R Parasuraman (Eds.), *Current trends in event-related potential research, (EEG Suppl 40)* (pp. 422-426). Amsterdam: Elsevier.

- Stern, Y. (2002). What is cognitive reserve? Theory and research application of the reserve concept. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 8(3), 448-460.
- Stevenage, S. V. (1995). Can caricatures really produce distinctiveness effects? *British Journal of Psychology*, 86, 127-146. doi:10.1111/j.2044-8295.1995.tb02550.x
- Stevenage, S. V., & Lewis, H. G. (2005). By which name should I call thee? The consequences of having multiple names. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A, Human Experimental Psychology*, 58(8), 1447-1461.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., & John, E. R. (1965). Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, 150(3700), 1187-1188.
- Szirtes, J., & Vaughan, H. G., Jr. (1977). Characteristics of cranial and facial potentials associated with speech production. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 43(3), 386-396.
- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 46A(2), 225-245. doi:10.1080/14640749308401045
- Tanaka, J. W., & Sengco, J. A. (1997). Features and their configuration in face recognition. *Memory & Cognition*, 25(5), 583-592. doi:10.3758/BF03211301
- Tarkka, I. M. (1994). Electrical source localization of human movement-related cortical potentials. *International Journal of Psychophysiology*, 16(1), 81-88.

- Tarkka, I. M. (2001). Cerebral sources of electrical potentials related to human vocalization and mouth movement. *Neuroscience Letters*, 298(3), 203-206.
- Tarkka, I. M., & Hallett, M. (1990). Cortical topography of premotor and motor potentials preceding self-paced, voluntary movement of dominant and nondominant hands. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75(2), 36-43.
- Taubert, J., Apthorp, D., Aagten-Murphy, D., & Alais, D. (2011). The role of holistic processing in face perception: Evidence from the face inversion effect. *Vision Research*, 51(11), 1273-1278. doi:10.1016/j.visres.2011.04.002
- Terao, Y., Ugawa, Y., Enomoto, H., Furubayashi, T., Shiio, Y., Machii, K., . . . Kanazawa, I. (2001). Hemispheric lateralization in the cortical motor preparation for human vocalization. *The Journal of Neuroscience*, 21(5), 1600-1609.
- Thomas, C., Moya, L., Avidan, G., Humphreys, K., Jung, K. J., Peterson, M. A., & Behrmann, M. (2008). Reduction in white matter connectivity, revealed by diffusion tensor imaging, may account for age-related changes in face perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(2), 268-284. doi:10.1162/jocn.2008.20025
- Toma, K., Matsuoka, T., Immisch, I., Mima, T., Waldvogel, D., Koshy, B., . . . Hallett, M. (2002). Generators of movement-related cortical potentials: fMRI-constrained EEG dipole source analysis. *NeuroImage*, 17(1), 161-173.
- Tremblay, P., & Gracco, V. L. (2006). Contribution of the frontal lobe to externally and internally specified verbal responses: fMRI evidence. *NeuroImage*, 33(3), 947-957.
- Tremblay, P., & Gracco, V. L. (2009). Contribution of the pre-SMA to the production of words and non-speech oral motor gestures, as revealed by repetitive transcranial

- magnetic stimulation (rTMS). *Brain Research*, 1268, 112-124.
doi:10.1016/j.brainres.2009.02.076
- Tremblay, P., & Gracco, V. L. (2010). On the selection of words and oral motor responses: Evidence of a response-independent fronto-parietal network. *Cortex*, 46(1), 15-28. doi:10.1016/j.cortex.2009.03.003
- Tsao, D. Y., & Livingstone, M. S. (2008). Mechanisms of face perception. *Annual Review of Neuroscience*, 31, 411-437. doi:10.1146/annurev.neuro.30.051606.094238
- Tsukiura, T., & Cabeza, R. (2008). Orbitofrontal and hippocampal contributions to memory for face-name associations: The rewarding power of a smile. *Neuropsychologia*, 46(9), 2310-2319. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.013
- Tsukiura, T., Fujii, T., Fukatsu, R., Otsuki, T., Okuda, J., Umetsu, A., . . . Yamadori, A. (2002). Neural basis of the retrieval of people's names: Evidence from brain-damaged patients and fMRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14(6), 922-937.
- Tsukiura, T., Sekiguchi, A., Yomogida, Y., Nakagawa, S., Shigemune, Y., Kambara, T., . . . Kawashima, R. (2011). Effects of aging on hippocampal and anterior temporal activations during successful retrieval of memory for face-name associations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(1), 200-213. doi:10.1162/jocn.2010.21476
- Vaez-Mousavi, S., & Barry, R. (1993). Positive and negative shifts of the readiness potential: Preparatory effects. *International Journal of Psychophysiology*, 15, 105-113.
- Valentine, T. (1991). A unified account of the effects of distinctiveness, inversion, and race in face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A*:

- Human Experimental Psychology*, 43A(2), 161-204.
doi:10.1080/14640749108400966
- Valentine, T., & Bruce, V. (1986a). The effect of race, inversion and encoding activity upon face recognition. *Acta Psychologica*, 61(3), 259-273. doi:10.1016/0001-6918(86)90085-5
- Valentine, T., & Bruce, V. (1986b). Recognizing familiar faces: The role of distinctiveness and familiarity. *Canadian Journal of Psychology*, 40(3), 300-305. doi:10.1037/h0080101
- Valentine, T., & Moore, V. (1995). Naming faces: The effects of facial distinctiveness and surname frequency. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 48A(4), 849-878. doi:10.1080/14640749508401420
- Valentine, T., Brennen, T. & Brédart, S. (1996). *The cognitive psychology of proper names*. London: Routledge.
- Van der Lubbe, R. H. J., & Verleger, R. (2002). Aging and the Simon task. *Psychophysiology*, 39(1), 100-110. doi:10.1017/S0048577201020042
- Van Oostende, S., Van Hecke, P., Sunaert, S., Nuttin, B., & Marchal, G. (1997). fMRI studies of the supplementary motor area and the premotor cortex. *NeuroImage*, 6(3), 181-190. doi:10.1006/nimg.1997.0287
- van Turenout, M., Hagoort, P., & Brown, C. (1999). The time course of grammatical and phonological processing during speaking: Evidence from event-related brain potentials. *Journal of Psycholinguistic Research*, 28(6), 649-676.

- van Turennout, M., Hagoort, P., & Brown, C. M. (1997). Electrophysiological evidence on the time course of semantic and phonological processes in speech production. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 23(4), 787-806.
- Vaughan, H. G., Costa, L. D., & Ritter, W. (1968). Topography of the human motor potential. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, 25(1), 1-10. doi:10.1016/0013-4694(68)90080-1
- Verhaeghen, P., & Salthouse, T. A. (1997). Meta-analyses of age-cognition relations in adulthood: Estimates of linear and nonlinear age effects and structural models. *Psychological Bulletin*, 122(3), 231-249.
- Vitevitch, M. S., & Sommers, M. S. (2003). The facilitative influence of phonological similarity and neighborhood frequency in speech production in younger and older adults. *Memory & Cognition*, 31(4), 491-504. doi:10.3758/BF03196091
- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C., & Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: An electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature*, 203, 380-384.
- Wang, Y., Isoda, M., Matsuzaka, Y., Shima, K., & Tanji, J. (2005). Prefrontal cortical cells projecting to the supplementary eye field and presupplementary motor area in the monkey. *Neuroscience Research*, 53(1), 1-7. doi:10.1016/j.neures.2005.05.005
- Ward, N. S., & Frackowiak, R. S. (2003). Age-related changes in the neural correlates of motor performance. *Brain*, 126(4), 873-888.

- Waszak, F., Wascher, E., Keller, P., Koch, I., Aschersleben, G., Rosenbaum, D. A., & Prinz, W. (2005). Intention-based and stimulus-based mechanisms in action selection. *Experimental Brain Research*, 162(3), 346-356. doi:10.1007/s00221-004-2183-8
- Welford, A. T. (1980). Relationships between reaction time and fatigue, stress, age and sex. En A. T. Welford (Ed.), *Reaction times* (pp. 321-354). London: Academic Press.
- Werheid, K., & Clare, L. (2007). Are faces special in Alzheimer's disease? Cognitive conceptualisation, neural correlates, and diagnostic relevance of impaired memory for faces and names. *Cortex*, 43(7), 898-906.
- White, K. K., & Abrams, L. (2002). Does priming specific syllables during tip-of-the-tongue states facilitate word retrieval in older adults? *Psychology and Aging*, 17(2), 226-235.
- Widner, R. L., Otani, H., & Winkelman, S. E. (2005). Tip-of-the-tongue experiences are not merely strong feeling of knowing experiences. *The Journal of General Psychology*, 132(4), 392-407.
- Wiese, H., & Schweinberger, S. R. (2008). Event-related potentials indicate different processes to mediate categorical and associative priming in person recognition. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 34(5), 1246-1263.
- Wiese, H., Stude, P., Nebel, K., Osenberg, D., Volzke, V., Ischebeck, W., . . . Keidel, M. (2004). Impaired movement-related potentials in acute frontal traumatic brain injury. *Clinical Neurophysiology*, 115(2), 289-298. doi:10.1016/S1388-2457(03)00348-1

- Wohlert, A. B. (1993). Event-related brain potentials preceding speech and nonspeech oral movements of varying complexity. *Journal of Speech and Hearing Research*, 36(5), 897-905.
- Wohlert, A. B., & Larson, C. R. (1991). Cerebral averaged potentials preceding oral-movement. *Journal of Speech and Hearing Research*, 34(6), 1387-1396.
- Wu, T., & Hallett, M. (2005). The influence of normal human ageing on automatic movements. *Journal of Physiology*, 562(2), 605-615. doi:10.1113/j.physiol.2004.076042
- Yarmey, A. D. (1973). I recognize your face but I can't remember your name: Further evidence on the tip-of-the-tongue phenomenon. *Memory and Cognition*, 1(3), 287-290.
- Yasuda, K., Nakamura, T., Beckam, B. (2000). Brain processing of proper names. *Aphasiology*, 14(11), 1067-1089. doi:10.1080/02687030050174638
- Yazawa, S., Ikeda, A., Kunieda, T., Ohara, S., Mima, T., Nagamine, T., . . . Shibasaki, H. (2000). Human presupplementary motor area is active before voluntary movement: Subdural recording of Bereitschaftspotential from medial frontal cortex. *Experimental Brain Research*, 131(2), 165-177.
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81(1), 141-145. doi:10.1037/h0027474
- Yoshida, K., Kaji, R., Hamano, T., Kohara, N., Kimura, J., Shibasaki, H., & Iizuka, T. (2000). Cortical potentials associated with voluntary mandibular movements. *Journal of Dental Research*, 79(7), 1514-1518.

- Young, A. W., Ellis, A. W., & Flude, B. M. (1988). Accessing stored information about familiar people. *Psychological Research*, 50(2), 111-115. doi:10.1007/BF00309210
- Young, A. W., Ellis, A. W., Flude, B. M., McWeeny, K. H., & Hay, D. C. (1986). Face-name interference. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 12(4), 466-475. doi:10.1037/0096-1523.12.4.466
- Young, A. W., Hay, D. C., & Ellis, A. W. (1985). The faces that launched a thousand slips: Everyday difficulties and errors in recognizing people. *British Journal of Psychology*, 76(4), 495-523. doi:10.1111/j.2044-8295.1985.tb01972.x
- Young, A. W., Hay, D. C., McWeeny, K. H., & Flude, B. M. (1985). Matching familiar and unfamiliar faces on internal and external features. *Perception*, 14(6), 737-746. doi:10.1068/p140737
- Young, A. W., Hellowell, D., & de Haan, E. H. (1988). Cross-domain semantic priming in normal subjects and a prosopagnosic patient. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 40(3-A), 561-580. doi:10.1080/02724988843000087
- Young, A. W., Hellowell, D., & Hay, D.C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 10, 747-759. doi:10.1068/p160747
- Young, A. W., McWeeny, K. H., Hay, D. C., & Ellis, A. W. (1986a). Access to identity-specific semantic codes from familiar faces. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 38A(2), 271-295.

- Young, A. W., McWeeny, K. H., Hay, D. C., & Ellis, A. W. (1986b). Matching familiar and unfamiliar faces on identity and expression. *Psychological Research*, 48(2), 63-68. doi:10.1007/BF00309318
- Yovel, G., & Kanwisher, N. (2004). Face perception: Domain specific, not process specific. *Neuron*, 44(5), 889-898. doi:10.1016/j.neuron.2004.11.018
- Yovel, G., & Kanwisher, N. (2005). The neural basis of the behavioral face-inversion effect. *Current Biology*, 15(24), 2256-2262. doi:10.1016/j.cub.2005.10.072
- Zang, Y., Jia, F., Weng, X., Li, E., Cui, S., Wang, Y., . . . Ivry, R. (2003). Functional organization of the primary motor cortex characterized by event-related fMRI during movement preparation and execution. *Neuroscience Letters*, 337(2), 69-72.
- Zhang, Q., & Yang, Y. (2007). Electrophysiological estimates of the time course of semantic and metrical encoding in Chinese speech production. *Neuroscience*, 147(4), 986-995. doi:10.1016/j.neuroscience.2007.04.009